

UNTERSUCHUNGEN
ÜBER BAU, ENTWICKLUNG UND
PHYSIOLOGIE DER MILBE HISTIO-
STOMA LABORATORIUM
HUGHES

INAUGURAL-DISSERTATION

ZUR
ERLANGUNG DER PHILOSOPHISCHEN DOKTORWÜRDE
VORGELEGT DER
PHILOSOPHISCHEN FAKULTÄT II
DER
UNIVERSITÄT ZÜRICH

VON

ROLF PERRON
AUS WINTERTHUR UND BOTTIGHOFEN

BEGUTACHTET VON HERRN PROF. DR. E. HADORN

ZÜRICH 1953

CURRICULUM VITAE.

Am 27. Juli 1924 wurde ich als Sohn des Emil und der Ida Perron, geb. Brunner als Bürger von Winterthur und Bottighofen in Winterthur geboren. Von 1931 bis 1937 besuchte ich in meiner Heimatstadt die Primarschule und anschliessend das Gymnasium (Typus B) an der Kantonsschule in Winterthur. Krankheitshalber musste ich der Schule während eines Jahres fernbleiben; infolgedessen konnte ich die Maturitätsprüfung erst im Frühjahr 1944 absolvieren. Im Wintersemester 1944/45 begann ich meine Studien an der philosophischen Fakultät II der Universität Zürich. Im Wintersemester 1948/49 erwarb ich das Diplom für das höhere Lehramt. Anschliessend arbeitete ich unter Leitung von Herrn Prof. Dr. E. Hadorn an meiner Dissertation. Seit dem Wintersemester 1948/49 war ich während drei Jahren Vorlesungsassistent bei Herrn Prof. Hadorn. Seit Frühjahr 1952 arbeite ich als Assistent im Anatomischen Institut unter Herrn Prof. Dr. G. Töndury.

Während meinen Studien besuchte ich Vorlesungen und Kurse der Herren Prof. E. Hadorn, H. Steiner, O. Schneider-Orelli, H. Wanner, A. U. Däniker, E. Schmid, H. Schaeppi, G. Töndury, O. Schlaginhaufen, E. Seiferle, H. Boesch, P. Karrer, E. Meyer, K. Escher, Ed. Schmid, H. Rebsamen, Th. Reber, E. Mettler, M. Zollinger, B. Milt, sowie von Frau Prof. M. Ernst-Schwarzenbach und der Herren P. D. Dr. H. Gloor und E. Kuhn.



UNTERSUCHUNGEN ÜBER BAU, ENTWICKLUNG UND PHYSIOLOGIE DER MILBE HISTIO- STOMA LABORATORIUM HUGHES

VON

ROLF PERRON

(Aus dem zoologisch-vergleichend anatomischen Institut der Universität Zürich)¹

Herausgegeben mit Unterstützung der Karl Hescheler-Stiftung.

INHALTSÜBERSICHT

I. Einleitung und Problemstellung	73
II. Systematische Stellung von <i>Histiostoma laboratorium</i>	75
III. Morphologie und Anatomie	75
A. Die äussere Gliederung	77
1. Metamerie	77
2. Dorsalseite	77
3. Ventralseite	78
4. Extremitäten des Podosomas	80
5. Gnathosoma	82
a) Präparationsmethoden	82
b) Aufbau	83
B. Die innere Gliederung	86
1. Untersuchungsmethoden	86
2. Die Körperwand	86
3. Das Endoskelett	87
4. Die Muskulatur	88
5. Das Nervensystem	88
6. Sinnesorgane	89
7. Das Verdauungssystem	90
a) Der Darmkanal	90
b) Der Fettkörper	95
8. Das Exkretionssystem	96
9. Die Oeldrüsen	97
10. Kreislauf- und Atmungssystem	98
11. Das Genitalsystem	98
a) Der weibliche Genitalapparat	98
b) Der männliche Genitalapparat	101
C. Unterschiede der Geschlechter	104
IV. Fortpflanzung und Ontogenese	105
A. Zuchtmethoden	105
1. Stammzuchten	105
2. Zuchtmedien für die Experimente	106
a) Einzelzuchten	106
b) Massenzuchten	107

¹ Meinem verehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. E. Hadorn danke ich bestens für die Überlassung des Themas sowie für sein grosses Interesse am Fortschreiten der Arbeiten und für seine mir dabei gewährte Unterstützung. Diese Arbeit wurde im Anatomischen Institut der Universität Zürich beendet. Ich möchte daher auch an dieser Stelle Herrn Prof. Dr. G. Töndury, Direktor des Anatomischen Institutes für sein wohlwollendes Entgegenkommen meinen besten Dank aussprechen.

3. Zuchttemperaturen	109
4. Materialgewinnung und Versuchskontrolle	109
B. Copula und Parthenogenese	110
C. Eigelege	112
D. Embryonalentwicklung	113
E. Postembryonale Entwicklung	114
1. Stadienfolge und Entwicklungszeit	114
2. Die heteromorphe Deutonymphe	118
a) Morphologie	118
b) Anatomie	120
c) Lebensweise	125
3. Häutungen	127
V. Die Geschlechtsbestimmung	129
VI. Beeinflussung der postembryonalen Entwicklung durch Aussenfaktoren	130
A. Die Entstehung der Deutonymphe	132
1. Der pH-Wert des Futters	132
2. Säuredämpfe	135
3. Zuckergehalt des Futters (Hypertonie)	135
4. Temperatur	136
5. Luftfeuchtigkeit	137
6. Futtermangel	138
7. Fäulnis- und Abbaustoffe	140
a) Faulhefe	140
b) Ammoniak	141
c) Milben-Press-Saft	142
B. Die Weiterentwicklung der Deutonymphe zur Tritonymphe	142
1. Feuchtigkeit	142
2. Futterqualität	144
3. Geruchliche Natur des Reizes	145
a) Chemotaxis-Versuche	146
b) Exstirpations-Versuche	148
c) Doppelring-Versuche	149
4. Weitere Analyse der auslösenden Stoffe	150
a) Der pH-Wert des Futters	150
b) Vitamin-Versuche	150
c) Stärke	152
C. Diskussion	152
VII. Die Bedeutung der Ventralorgane	157
A. Das Verhalten gegenüber Silbernitrat	157
B. Die Ventralringe als Organe der Osmoregulation	159
1. Fälle von extrarenaler Osmoregulation	159
2. Untersuchungen an <i>H. laboratorium</i>	160
a) Silbernitrat-Experimente	160
b) Chlorid-Experimente	160
c) Die Todesursache nach Silbernitratbehandlung	162
d) Organgrösse und Salzkonzentration	163
e) Zucker-Experimente	167
C. Der Imprägnationsvorgang	167
1. Der Einfluss des Lichtes	167
2. Oberflächliche Krustenbildung	168
3. Unentbehrlichkeit der Hypodermis	168
4. Diskussion	169
D. Zahl- und Lagevariationen der Ventralringe	170
E. Zusammenfassung	170
VIII. Bemerkungen zur Bekämpfung von Milbeninfektionen in Drosophilazuchten	171
IX. Zusammenfassung	172
X. Literaturverzeichnis	173

I. EINLEITUNG UND PROBLEMSTELLUNG.

In den *Drosophila*zuchten auf dem Standardfutter aus Agar, Mais, Zucker und Hefe treten immer wieder Milben auf, die, wenn sie in grossen Mengen vorhanden sind, auf die Zucht der *Drosophila*-Fliegen einen ungünstigen Einfluss ausüben. Es können in der Regel zwei Formen festgestellt werden, die sich in Gestalt, Färbung und Lebensweise stark unterscheiden. Die grössere, weissliche Form (Abb. 1 b) lebt ausschliesslich auf dem Futterboden. Die Lokomotionsbewegungen des plumpen Tieres sind recht träge. Diese Form soll im Folgenden vorläufig als „Futtermilbe“ bezeichnet werden. Die kleine, braune und äusserst bewegliche Milbe (Abb. 1 a) ist meist in geringeren Mengen auf dem Futter, dagegen aber oft gehäuft am Glase der Zuchtflasche und am Wattepropf zu finden. Da sie sich mit Vorliebe auch an die Fliegen festheftet, nennen wir sie bis auf weiteres „*Drosophilamilbe*“. Der Gedanke liegt nahe, dass es sich bei dieser zweiten Form um einen Parasiten der *Drosophila* handelt, zumal die befallenen Fliegen nicht mehr dieselbe Lebhaftigkeit zeigen wie milbenfreie Tiere.

Die Aufgabe der vorliegenden Arbeit bestand ursprünglich darin, zu unter-

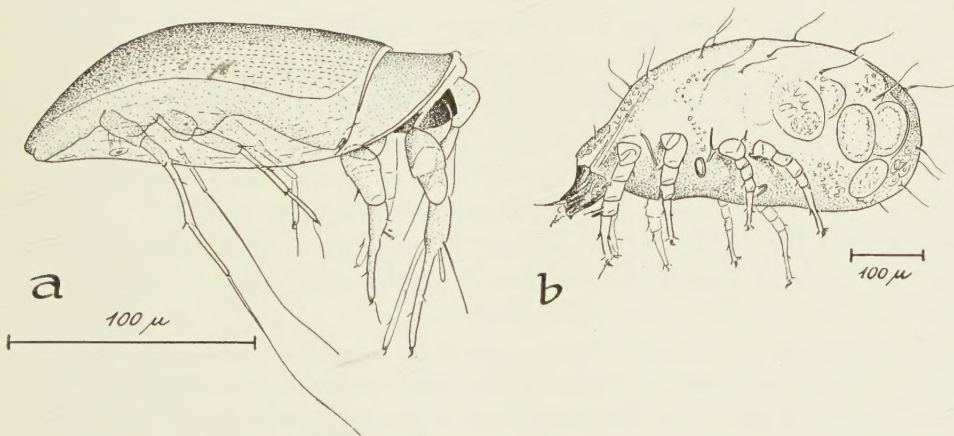


Abb. 1. a) „*Drosophilamilbe*“, b) „Futtermilbe“ in Seitenansicht.

suchen, ob die jederzeit in beliebigen Mengen zur Verfügung stehende „Futtermilbe“ als neues Objekt für genetische Forschungen in Frage kommen könnte.

Bei dieser Milbe handelt es sich um die 1950 von HUGHES beschriebene Art *Histiostoma laboratorium*. Diese ist identisch mit der von STOLPE benannten Spezies *H. genetica*, über welche STOLPE 1938 im *Anatomical Record* 72 eine wenige Zeilen umfassende Mitteilung publiziert hat. Eine Diagnose wurde aber nicht veröffentlicht, so dass heute nur der Name *H. laboratorium* Hughes Gültigkeit besitzt.

Bereits 1946 hat HUGHES im *Drosophila* Information Service No. 20 eine kurze Mitteilung veröffentlicht, in welcher er einige Beobachtungen über Lebensweise und Entwicklung einer Milbe beschrieb, die in amerikanischen Genetiklaboratorien auftrat. Nach seiner Ansicht sollte es sich dabei um *H. genetica* handeln. Da zu jenem Zeitpunkt noch keine gültige Diagnose vorlag, konnte nicht entschieden werden, ob die uns in Zürich zur Verfügung stehende Milbe mit *H. genetica* identisch sei oder ob es sich um eine neue, noch unbeschriebene Art handle. Wegen dieser vorerst nicht zu behebenden Ungewissheit durfte nicht auf den Ergebnissen von HUGHES aufgebaut werden, sondern mussten diese erst durch eigene Untersuchungen verifiziert werden. Mit dem Fortschreiten der Arbeiten zeigte es sich bald, dass *H. laboratorium* trotz seines Namens kein befriedigendes Laboratoriumstier und für genetische Untersuchungen völlig ungeeignet ist.

An Stelle der ursprünglichen Fragestellung traten neue Probleme. So führt uns die Tatsache, dass arrhenotoke Parthenogenese vorliegt, bei welcher die Männchen aus unbefruchteten Eiern hervorgehen, zu der Frage nach dem Geschlechtsbestimmungsmodus. Liegt der DZIERZON'sche Mechanismus vor wie bei den Hymenopteren? Handelt es sich um haploide oder um diploide Parthenogenese? Wie liegen die chromosomalen Verhältnisse?

Wie sich bald zeigte, sind „Futtermilbe“ und „Drosophilamilbe“ identisch, d.h. sie gehören zur selben Spezies. Die „Drosophilamilbe“ ist lediglich das zweite Nymphenstadium der „Futtermilbe“. Dieses Jugendstadium wird aber nicht von allen Individuen durchlaufen. Zudem scheint das Auftreten der „Drosophilamilben“ starken Schwankungen unterworfen zu sein. Die Fragen, die sich uns hier stellen, lauten: Warum durchlaufen nicht sämtliche Individuen das zweite Nymphenstadium? Was ist die Ursache für das zeitweise gehäufte Auftreten der „Drosophilamilben“?

H. laboratorium besitzt am Bauche zwei Paar ring- bis schuhsohlenförmige Cuticularstrukturen, die für die Unterfamilie der *Anoetinae* diagnostischen Wert besitzen, sonst aber als Strukturen unbekannter Funktion angesehen werden. Bestimmte Beobachtungen liessen vermuten, dass es sich dabei um

osmoregulatorische Organe handeln könnte. Diese Vermutung wurde experimentell geprüft.

Schliesslich wurde auch die in der Praxis wichtige Frage der Bekämpfungsmöglichkeiten bei Milbeninfektionen nicht aus dem Auge gelassen, ohne dabei aber auf systematischem Wege Bekämpfungsmethoden auszuarbeiten.

II. SYSTEMATISCHE STELLUNG VON *HISTIOSTOMA LABORATORIUM*.

Über die systematische Stellung von *H. laboratorium* gibt Tab. 1 Auskunft. Die Darstellung stützt sich auf das System der *Acari*, wie es VITZTHUM (1940/43) in „BRONNS Klassen und Ordnungen des Tierreichs“ verwendet. Die Zusammenstellung soll keine Bestimmungstabelle sein, sondern nur einige der wichtigsten diagnostischen Merkmale anführen. Während *Acaridae* und *Oribatei* die einzigen Untergruppen der *Sarcoptiformes* darstellen, sind die beiden angeführten Familien nur zwei Beispiele aus dem familienreichen Supercohors der *Acaridae*. Desgleichen gehören zu den *Tyroglyphidae* ausser den *Anoetinae* und den *Tyroglyphinae* noch weitere Unterfamilien. *H. laboratorium* gehört in die gleiche Unterfamilie wie die bekannteren *Tyroglyphus farinae* (Mehlmilbe), *Tyrolichus casei* (Käsemilbe) und *Acarus siro* (Krätzmilbe). Es sind denn auch Vertreter aus dieser Gruppe, welche vereinzelt ebenfalls in Drosophilazuchten auftreten können, z.B. *Tyrolichus casei*, *Tyrophagus longior* u.a.

Das System der *Acari* ist mit einer unübersichtlichen Synonymik belastet, welche das an und für sich schon schwierige Bestimmen oft noch weiter erschwert. Nach VITZTHUM (1929) müsste die Gattung nicht *Histiostoma* Kramer 1876 sondern *Anoetus* Dujardin 1842 heissen. Wenn in dieser Arbeit der Name *Histiostoma* dennoch beibehalten wird, so geschieht das, um wenigstens für diese eine Art keine neue Wirrnis zu schaffen.

III. MORPHOLOGIE UND ANATOMIE.

Die Morphologie, d.h. die äussere Gliederung von *H. laboratorium* ist in der Diagnose dieser Milbe von HUGHES (1950) ausführlich dargestellt worden. Das erlaubt uns, hier auf eine eingehende Beschreibung zu verzichten und uns

Tab. 1. Die systematische Stellung von *H. laboratorium*.

Klasse	Arachnoidea					
Ordnung	Acari		Leach		(Acarina)	
Unter- ordnung	<i>Tetrapodili</i> Bremi Keine Stigmen Nur 2 Beinpaare	<i>Sarcoptiformes</i> Reuter Keine oder 8 podosomatale Stigmen	<i>Trombidiformes</i> Reuter 2 gnathosomatale Stigmen	<i>Parasitiformes</i> Reuter 2 prosomatale Stigmen	<i>Holothyroidea</i> Reuter 4 prosomatale Stigmen	<i>Notostigmata</i> With 8 opisthosomatale Stigmen Deutlich segmentiert
Super- cohors						
Familie	<i>Acaridae</i> Latreille Ohne Stigmen Weichhäutig			<i>Oribatiae</i> Oudemans Mit Stigmen Gepanzert		
Unter- familie	<i>Tyroglyphidae</i> Donnadieu Cheliceren meist scherenförmig			<i>Acaridae</i> Claus Hautparasiten (Krätzmilben)		
Gattung	<i>Anoetinae</i> Oudemans Adulti ventral mit zwei Paar rundlichen Chitin- strukturen. Cheliceren nicht scherenförmig, mit nur einem sägeartigen Digitus. Tarsus ohne Haftlappen, nur mit un- gestielter Kralle.			<i>Tyroglyphinae</i> Oudemans z. B. <i>Tyroglyphus fari- nae</i> (L) (Mehlmilbe)		
Art	<i>Histiostoma</i> Kramer (= <i>Anoetus</i> Dujardin)			<i>Histiostoma laboratorium</i> Hughes 1950		

auf das zu beschränken, was im Rahmen dieser Arbeit unerlässlich erscheint oder einer Präzisierung bedarf.

Die Anatomie, d.h. die innere Gliederung wurde nicht systematisch studiert, sondern nur soweit analysiert, als für die Vorstudien zu cytologischen Untersuchungen notwendig war. Es haben sich dabei keine Unterschiede zu der Beschreibung der Anatomie der *Acaridae* ergeben, wie sie VITZTHUM (1940/43), REUTER (1909) u.a. bieten. Ausserdem stimmen die anatomischen Verhältnisse überraschend gut mit denjenigen von *Glycyphagus domesticus* de Geer überein (T. E. HUGHES und A. M. HUGHES 1938). Aus diesem Grund sollen auch bei der inneren Gliederung nur diejenigen Feststellungen erwähnt werden, welche zum Verständnis des experimentellen Teiles notwendig sind oder aber zur Ergänzung der Kenntnisse der Anatomie der *Sarcoptiformes* und speziell der *Acaridae* beitragen können.

A. DIE ÄUSSERE GLIEDERUNG.

1. Metamerie.

Von der bei allen Arthropoden auftretenden Metamerie ist bei den Milben nur wenig zu erkennen. Während z.B. bei den *Notostigmata*, *Tarsonemini* (*Trombidiformes*) u.a. durch das Vorhandensein von Rücken- und vor allem Bauchschildern noch eine Metamerie festgestellt werden kann, ist bei den *Acaridae* nichts Derartiges mehr vorhanden. Nur eine bei den meisten *Acari* mehr oder weniger deutlich auftretende Querfurche kann als Rest einer ursprünglichen Segmentierung aufgefasst werden. Diese Furche kann verschiedene Lage haben, doch befindet sie sich meistens — so auch bei *H. laboratorium* — zwischen dem zweiten und dritten Beinpaar. Benennungen wie Cephalothorax und Abdomen entsprechen hier nicht den bei Arthropoden üblichen Bezeichnungen. Von BÖRNER (1904) und REUTER (1909) wurden deshalb für die einzelnen Körperabschnitte neue Termini eingeführt. Es ist dies zudem ein Ausdruck für die Sonderstellung, welche die *Acari* innerhalb des Systems der Arthropoden einnehmen. Abb. 2 veranschaulicht die heute gültige Nomenklatur.

2. Dorsalseite (Abb. 3 b; 4 b).

Die Tiere erscheinen bei auffallendem Lichte weisslich. Bei reichlichem Futterangebot können sie auch eine leicht gelbliche Färbung annehmen. Das beruht nicht auf einer entsprechenden Pigmentierung, sondern darauf, dass die Cuticula durchsichtig ist und die Guaninkristalle der ausgedehnten Speicherniere (S. 96) sowie den verschieden stark ausgebildeten Fettkörper durchscheinen

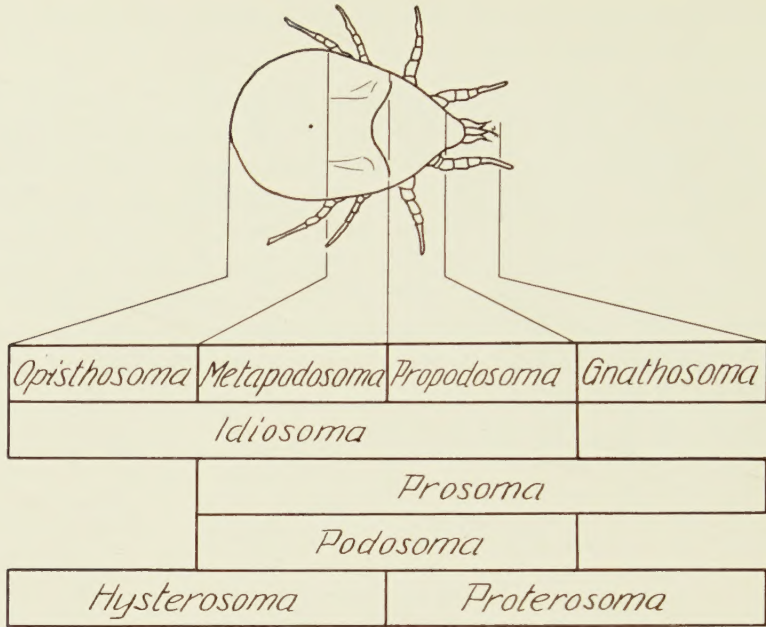


Abb. 2. Die Körpergliederung der Milben.

lässt (S. 95). Nur dort, wo Guanin und Fettkörper fehlen, erscheint das Tier dunkel.

Ausser der bereits erwähnten Querfurche und einer grösseren Zahl mittel-langer, schlanker, ungefiederter Borsten (S. 89) finden sich bei vielen, aber nicht bei allen Tieren unter der Cuticula des Opisthosomas zwei gelblich-grün gefärbte Blasen, die sog. Oeldrüsen (S. 97). Zwischen diesen Drüsen liegt beim Weibchen auf der Medianlinie der unscheinbare, leicht zu übersehende Kopulationsporus (S. 99; Abb. 22).

Viel auffallender als die eben erwähnten oberflächlichen Einrichtungen sind die durchscheinenden Teile der inneren Organe, hauptsächlich verschiedene Teile des Verdauungsapparates und beim Weibchen vor allem die grossen, bereits Embryonen enthaltenden Eier im Ovidukt sowie die am caudalen Körperpol befindlichen, mit durchsichtigen Eiern angefüllten Ovarien.

3. Ventralseite (Abb. 3 a; 4 a).

Die Ventralseite besitzt sechs Paar äusserst feine, kleine Börstchen, die vielleicht besser als Dörnchen bezeichnet werden. Diese sind so fein, dass sie nur mit grösster Mühe gefunden werden können. Ebenfalls schwierig zu sehen ist die in der Literatur als „Vulva“ bezeichnete Oeffnung der „Vagina“, ein quergestellter Schlitz auf Höhe der cranialen Coxalleisten (Epimeron, s.u.)

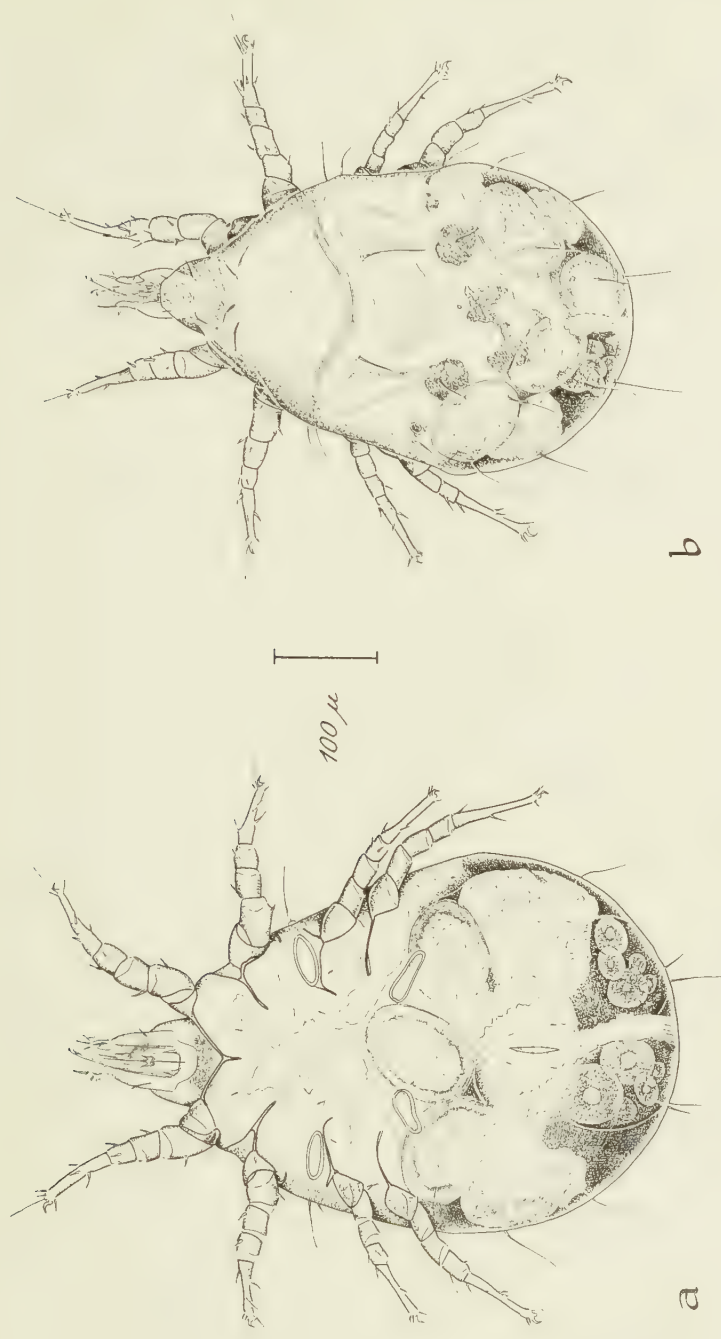


Abb. 3. Weibchen. a) Ventralansicht, b) Dorsalansicht.

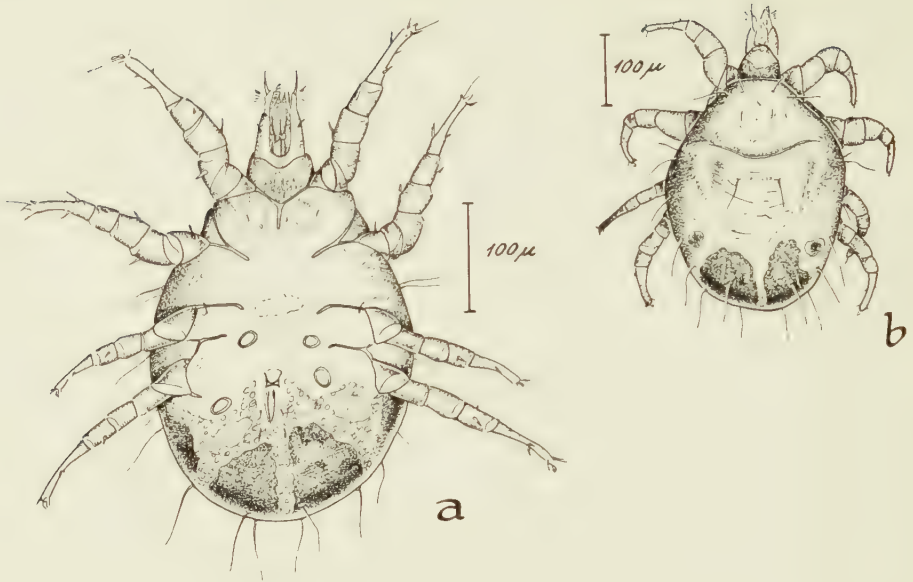


Abb. 4. Männchen. a) Ventralansicht, b) Dorsalansicht.

des dritten Beinpaares, der seiner Funktion entsprechend besser als Tokostom (Eilegeöffnung) bezeichnet wird (S. 99). Der Verdauungstraktus endet auf der Unterseite des Opisthosomas in einem längsgestellten Afterspalt. Am auffallendsten jedoch sind die paarig angeordneten, für die Unterfamilie der *Anoetinae* charakteristischen Chitinstrukturen. Es handelt sich dabei um Chitinwälle von schuhsohlenförmiger, ovaler, ringförmiger oder dreieckiger Gestalt. Beim Weibchen (Abb. 3 a) befinden sich die schuhsohlenförmigen „Ventralringe“ des vorderen Paares unmittelbar vor Epimeron III, die meist ringförmigen oder dreieckigen „Ringe“ des hinteren Paares mediocaudal der Coxae IV. Beim Männchen (Abb. 4 a) werden in der Regel die hinteren und die vorderen Chitinwälle ringförmig ausgebildet. Das vordere Paar ist medio-caudal verschoben, sodass diese beiden Ringe auf Höhe von Epimeron IV zu liegen kommen. Während beim Weibchen die Ringe des caudalen Paares näher beisammenliegen, sind es beim Männchen diejenigen des cranialen Paares.

Ferner wird auf der Ventralseite durch Cuticularleisten, die am Grunde der Extremitäten entspringen, ein charakteristisches Muster geprägt. Da diese Leisten zum Skelett der Beine gehören, sollen sie im folgenden Abschnitt behandelt werden.

4. Extremitäten des Podosomas.

Mit Ausnahme der *Tetrapodili* besitzen alle Milben im adulten Zustande vier Beinpaare. Die Larve, das erste postembryonale Stadium, zeigt nur deren drei.

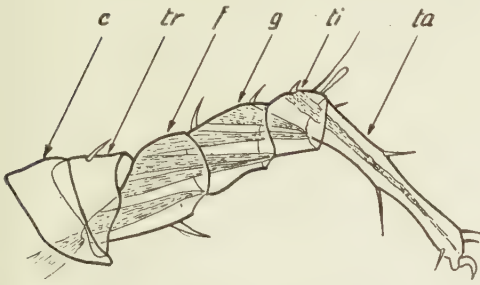


Abb. 5. Gliederung der Schreitextremität.
c Coxa, tr Trochanter, f Femur, g Genu
(Patella), ti Tibia, ta Tarsus.

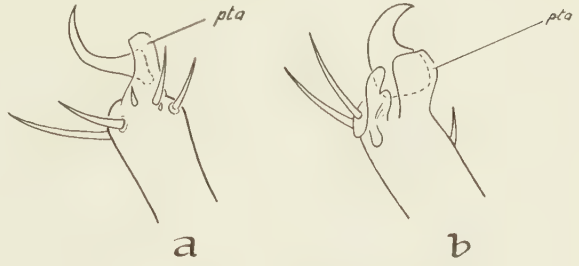


Abb. 6. Krallen der Beine IV.
a) Weibchen, b) Männchen.
pta Praetarsus.

Die Beine weisen sechs Glieder auf, von denen die fünf distalen als echte Glieder zu bezeichnen sind, d.h. letztere sind durch synarthrodiale Membranen mehr oder weniger gelenkig miteinander verbunden. Von proximal nach distal unterscheiden wir Coxa, Trochanter, Femur, Patella (Genu), Tibia und Tarsus (Abb. 5). Die Beweglichkeit der einzelnen Gelenke ist sehr verschieden. Am grössten ist sie zwischen Trochanter und Coxa, sowie zwischen Trochanter und Femur, während sie im Tibiotarsalgelenk bereits etwas vermindert erscheint. Femur und Patella sind gegeneinander nur wenig beweglich. Die Patella wird hauptsächlich durch den Muskel, der zur Tibia führt, bewegt, indem bei fortgesetzter Kontraktion dieses Muskels das schon maximal gebogene Tibialglied einen einseitigen Druck auf die Patella ausübt. Dies tritt sehr bald ein, da die Beweglichkeit des Tibiopatellargelenkes ebenfalls klein ist.

Die Coxae sind weitgehend in den Rumpf eingesenkt und unbeweglich. Trotzdem bleibt das Glied als morphologische Einheit erhalten. Die Seitenwände der Coxae bilden nämlich die sogenannten *Apodemata*, d.h. Cuticularleisten, die ins Körperinnere vorragen und als Teile des Endoskelettes dem Muskelansatz dienen (S. 87). Die craniale Wand oder *Epimeron* ist stärker ausgebildet als die caudale Wand oder *Epimerit*. Die *Apodemata* bilden ein charakteristisches Muster, das in der Systematik verwendet wird.

Bei den *Acari* muss ein tridactyler Tarsus als ursprünglich angenommen werden. Die *Sarcoptiformes* sind infolge Reduktion der beiden äusseren Krallen monodactyl geworden. Alle Tarsalanhänge, also auch die Krallen, entstehen ontogenetisch indem das dazu benötigte Material aus der embryonalen Tarsusspitze herausgepresst wird. Ausser der Kralle entsteht mindestens noch eine dünne Membran, welche die Beweglichkeit der ersteren ermöglicht. Aus diesem Material können aber noch weitere Gebilde hervor gehen, ja, es kann zur Bildung eines eigentlichen Praetarsus kommen, der dann erst die Kralle trägt. Bei *H. laboratorium* muss das manschettenartige Gebilde am Grunde

der Kralle als *Praetarsus* bezeichnet werden (Abb. 6). Die Endkralle selbst ist schwach beweglich.

5. Gnathosoma.

Die Untersuchung des Gnathosomas, desjenigen Körperabschnittes, der im wesentlichen von den Mundgliedmassen aufgebaut wird, ist bei *H. laboratorium* und bei den *Acaridiae* im allgemeinen mit grossen Schwierigkeiten verbunden. Erstens handelt es sich um ein kleines, 1/10 mm kaum übersteigendes Gebilde. Zweitens liegen sehr spezialisierte Verhältnisse vor, sodass infolge von Reduktionen, Verschmelzungen und Aufteilungen vom ursprünglichen Bauplan nicht mehr viel zu erkennen ist. Drittens sind alle Bestandteile nur schwach chitiniert und farblos, sodass das Erkennen und einwandfreie Abgrenzen der einzelnen Teile ungemein erschwert wird.

a) Präparationsmethoden.

Aus den oben angeführten Gründen genügen einfache Deckglaspräparate für die Untersuchung nicht. Um dennoch zu einem Ziele zu gelangen, wurden folgende Methoden verwendet.

1. *Beobachtungen am lebenden Tier*: Das Studium der bewegten Mundgliedmassen ermöglicht in manchen Fällen ein Erkennen einzelner Teile, vor allem der Cheliceren. Die Geschwindigkeit der Bewegungen ist aber so gross, dass Einzelheiten nicht festgestellt werden können.

2. *Quetschpräparate*: Durch Quetschen und Zerreiben unter dem Deckglas wurde versucht, die stark ineinander verzahnten Teile des Gnathosomas voneinander zu trennen. Selbst an gut mazeriertem Material kommt es aber nur zu einer ungenügenden Isolierung.

3. *Chemische Beeinflussung*: Mit Essigsäure konnte am lebenden Tier ein Spreizen der Mundgliedmassen erzielt werden, wovon aber nur die linke und rechte Hälfte als Ganzes erfasst wurden.

4. *Chitinfärbungen*: Die gebräuchlichen Chitinfärbungen führen nicht zum Ziele, weil dabei sämtliche Teile des Gnathosomas angefärbt werden, so dass an Stelle der beinahe vollständigen Durchsichtigkeit eine allgemeine Farbtönung ohne weitere Differenzierung tritt.

5. *Sektion des mazerierten Gnathosomas*: Die Mazeration mit Kalilauge ist ungeeignet, da die durch die Lauge herausgelösten Weichteile als feine Verunreinigungen am Gnathosoma hängen bleiben und eine Deutung der Strukturen erschweren. Mazeration in heisser Milchsäure ergibt völlig saubere Präparate. Das abgetrennte, mazerierte Gnathosoma wird dann in Glycerin mit feinsten Minutienstahlnadeln soweit als möglich sezirt oder wenigstens in seinem Zusammenhange gelockert. Selbst bei äusserster Sorgfalt können die Einzelteile nicht als Ganzes isoliert werden. Durch leichten Druck auf das Deckglas können die gelockerten Teile oft noch weiter getrennt werden. Befriedigende Ergebnisse lassen sich aber trotzdem nicht erzielen.

6. *Phasenkontrast-Mikroskopie*: Die nach Punkt 5 hergestellten Präparate lassen im gewöhnlichen Lichtmikroskop nicht viel erkennen, da keine genügende Differenzierung zustande kommt. Das Phasenkontrastmikroskop ermöglicht, wenigstens einen Wirrwarr von Konturlinien wahrzunehmen, dessen Deutung nur durch ständigen Vergleich mit den bewegten Mundgliedmassen am lebenden Objekt zum Teil ermöglicht wird.

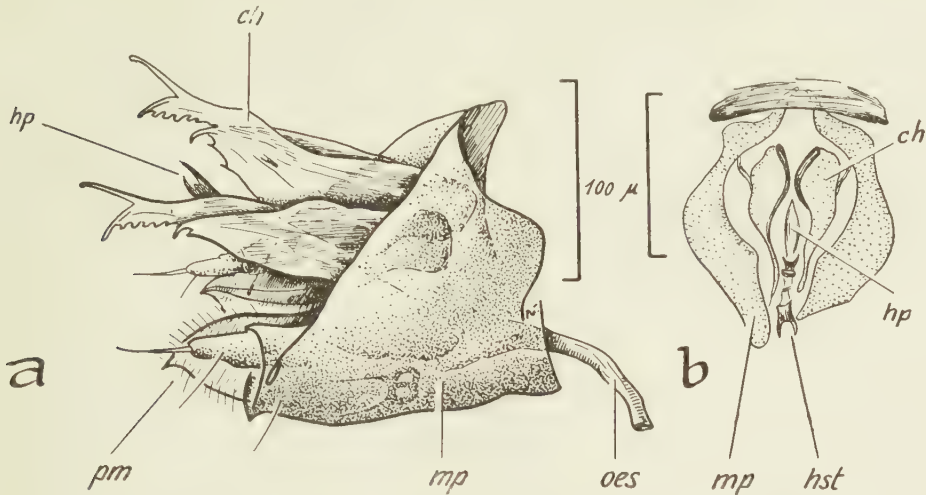


Abb. 7. Gnathosoma. a) Seitenansicht, b) Transversalschnitt. *ch* Chelicere, *hp* Hypopharynx, *hst* Hypostom, *oes* Oesophagus, *mp* Maxillipalpus, *pm* Palpmembran.

b) Aufbau.

Im Prinzip wird das Gnathosoma der *Sarcoptiformes* aus folgenden Teilen aufgebaut (Abb. 7a): Die Maxillipalpen bilden den grössten Teil der lateralen und ventralen Begrenzung des Gnathosomas. Zusammen mit dem mit ihnen verwachsenen Hypostom bilden sie eine nach dorsal durch einen Schlitz geöffnete Röhre, in welcher die beiden beweglichen Cheliceren, der unbewegliche, unpaare, lanzett- oder zungenförmige Hypopharynx und oft noch eine Vielfalt anderer Mundteile liegen (VITZTHUM 1940/43). Wahrscheinlich ist die Verwachsung zwischen Maxillipalpen und Hypostom nicht sehr stark, denn sonst könnte am lebenden Tier durch Essigsäure nicht eine Trennung beider Gnathosomahälften erzwungen werden.

a) Cheliceren

Die Cheliceren sind bei den Milben als Scheren ausgebildet, indem analog den Scherenbildungen der Crustaceen das letzte Glied (Tarsus) auf die ventrale Seite der Tibia zurückverlagert und dort als Digitus mobilis gelenkig eingesetzt worden ist. Verschwindet sekundär eines der Scherenglieder, dann ist es in der Regel der Digitus fixus. Nur bei den *Anoetinae* wird der Digitus mobilis von der Reduktion erfasst, während der Digitus fixus zu einem Bohrstachel, der auf der Ventralseite sägeartig mit Zähnen versehen ist, umgewandelt wird (Abb. 8). Bei *Cederhjelmia* (*Anoetinae*) ist der Digitus mobilis als Rudiment noch vorhanden, ebenfalls in Form einer Säge, deren Zähne aber nicht gegen den Digitus fixus sondern auch nach ventral gerichtet sind. Die Cheliceren von *H. laboratorium* (Abb. 8 a dm) besitzt proximal von der

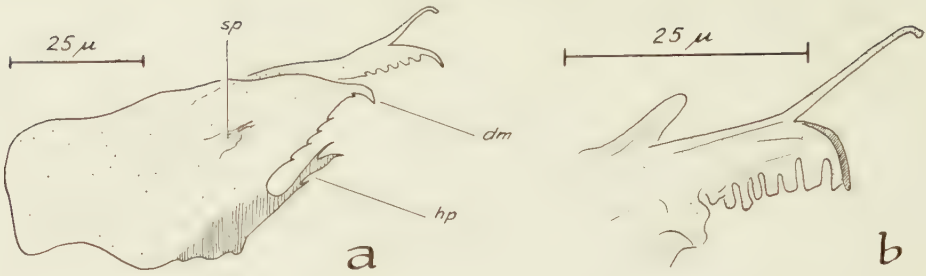


Abb. 8. a) isolierte Chelicere, b) distales Ende der Chelicere. *dm* rudimentärer Digitus mobilis, *hp* anhängender Hypopharynx, *sp* spaltförmige Grube.

gut ausgebildeten Säge ein deutliches, mit seinen Zacken ventralwärts gerichtetes Anhängsel, das ein entsprechendes Rudiment des Digitus mobilis sein könnte.

Ausser dem dorsal gelegenen, nach vorn gerichteten Bohrstachel und dem markanten Endhaken treten meist sechs, in einigen Fällen auch sieben Zähnen auf. HUGHES (1950) vermutet, dass das feine Knöpfchen am Ende des Bohrstachels ein Sinnesorgan sein könnte (S. 90). Bei der medial gelegenen, gruben- oder spaltförmigen Struktur (Abb. 8 a *sp*) handelt es sich vielleicht um ein sog. Spaltorgan (S. 125).

β) Maxillipalpen (Pedipalpen).

Die Maxillipalpen sind ursprünglich wie die Laufextremitäten sechsgliedrig. Die Coxae bilden dabei den Hauptbestandteil der Gnathosomabasis, die an ihrer Aussenseite einen Sockel (Palparium) bildet, dem sich die anderen Palpenglieder anfügen. Bei vielen Milben kommt es zu einer Aufteilung in eine Aussen- und eine Innenlade (Mala externa et interna).

Bei den *Acaridiae* sind noch weitere proximale Glieder zur Bildung des Palpariums heran gezogen worden, sodass nur noch zwei bewegliche Glieder bleiben. Die Pedipalpen besitzen somit drei Glieder, deren Grenzen allerdings oft schwierig zu sehen sind. Bei *H. laboratorium* trägt das vorderste Glied eine starke und eine lateral gelegene, schwächere Borste (Abb. 10). Das zweite Glied besitzt auf der Dorsalseite eine kleine Borste, das dritte Glied (Palparium) eine ebensolche auf der Ventralseite.

Ein medial neben den Maxillipalpen gelegenes, lanzettähnliches, mit langen, feinen Haaren besetztes, membranöses Gebilde konnte nicht eindeutig analysiert werden und lässt darum zwei Deutungen zu:

1) Es stellt eine umgewandelte Mala interna dar. Die Mala externa bildet den Palpus (Abb. 9 a—d). Ähnliche Umwandlungen treten bei *Parasitiformes* und vogelepizoischen *Acaridiae* auf.

2) Das Gebilde entspricht der Palpmembran bei *Acarus*. Es handelt sich dabei um eine blattartige Verbreiterung der Palpenglieder, wie sie auch bei

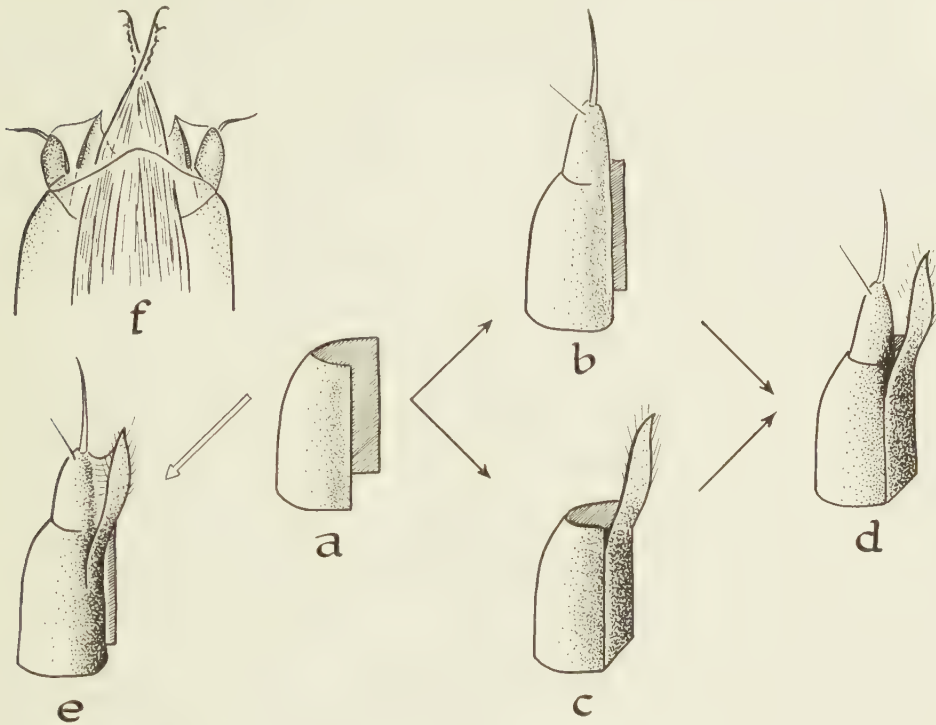


Abb. 9. Schematische Deutung der Blattmembran des Maxillipalpus als Mala interna (a-d) und als Palpmembran (e). f) Ventralansicht des Gnathosomas; die Verbindung zwischen Membran und Palpus spricht für die Deutung (e).

anderen *Anoetinae*, z.B. *H. feroniarum* Dufour gefunden werden (Abb. 9 e). Die in Abb. 9 f dargestellte Beobachtung spricht für eine solche Deutung.

γ) Übrige Strukturen.

Bei dem unpaaren, zungenförmigen Gebilde, das in Abb. 8 a an der isolierten Chelicere hängt, handelt es sich wahrscheinlich um den Hypopharynx. Eine definitive Entscheidung darüber ist aber nicht möglich, da die Zusammenhänge mit den übrigen Bestandteilen im Innern der Gnathosomabasis nicht aufgedeckt werden konnten.

Im Innern des Gnathosomas, besonders beim Übergang zum Podosoma befinden sich noch weitere, komplizierte Chitinstrukturen wie Ringe, Spangen usw. (Abb. 10), die an der Mund und Schlundbildung beteiligt sind und z.T. als Ansatz für die Pharynxdilatoren dienen (Abb. 14). Eine weitergehende Analyse dieser räumlichen Gebilde wurde nicht durchgeführt.

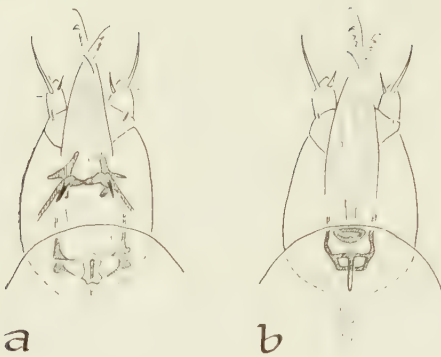


Abb. 10. Chitinstrukturen des Mundes und des Schlundes. a) dorsal gelegene, b) ventral gelegene Teile.

B. DIE INNERE GLIEDERUNG.

1. Untersuchungsmethoden.

1. *Untersuchungen am lebenden Tier*: An Einzelheiten sind lediglich sichtbar: Abschnitte des Oviduktes, Teile des Verdauungstrakts, Oeldrüsen, einzelne Muskelbündel und eventuell das Ovar. Der Vorteil, den die Durchsichtigkeit der Cuticula bietet, wird durch die relative Dicke des Objektes und vor allem durch den Fettkörper und die undurchsichtige Speicherniere (Guaninkristalle) wieder aufgehoben.

2. *Vitalfärbungen* können diese Schwierigkeit zum Teil beheben. Durch direkte Einwirkung oder durch Verfüttern von Neutralrot, Methylenblau, Toluidinblau, Bismarckbraun, Alizarin, Sudan III, Scharlach, sowie durch altes, von den Zersetzungsprodukten braun gefärbtes *Drosophila*-Standard-Futter gelangen Anfärbungen des Darmkanales und des Fettkörpers.

3. *Aufhellungspräparate*: Aufhellung in kalter Milchsäure, Cedernöl, Nelkenöl und Xylol brachten nicht die erwarteten Verbesserungen. Auch das Herauslösen des Guanins am Totalpräparat mit verdünnten Laugen führt nicht zum Ziel, weil gleichzeitig auch die zarten Organe angegriffen werden. Dagegen kann auf Schnittpräparaten mit n-HCl das Guanin entfernt werden.

4. *Schnittpräparate*: Fixiert wurde mit Carnoy, Bouin, Bouin-Allan kalt und warm, Champy und Zenker. Enthärten des Chitins in Diaphanol ist nicht unbedingt notwendig. Über die aufsteigende Alkoholreihe mit Stufen von je 10 % und über Methylbenzoat-Benzol wurde in Paraffin eingebettet. Folgende Farbreaktionen kamen zur Anwendung: Haematoxylin-Eosin; Gallaminblau mit Kernechtrot bzw. Lichtgrün als Gegenfärbung; Ehrlichs Haematoxylin; Feulgen. Als Schnittdicke wurde 4—5 μ gewählt, weil anhand dieser Schnitte die Chromosomenverhältnisse der sehr kleinen Kerne untersucht werden sollten. Es hat sich gezeigt, dass für topographisch-anatomische Untersuchungen dickere Schnitte besser geeignet sind.

2. Die Körperwand.

Das Integument besteht aus der Hypodermis und der von ihr ausgeschiedenen Cuticula. Sie umgibt das Körperinnere, das zusammengesetzt ist aus einem sehr lockeren, parenchymatischen Gewebe von netzartigem Aussehen und den darin eingelagerten Eingeweiden.

Von der Hypodermis konnten auf den Schnitten nur vereinzelte und undeut-

liche Zellen gesehen werden. Das stimmt mit den Befunden an anderen Tyroglyphiden überein. Bei diesen wird die Hypodermis nach der Cuticula-Absonderung weitgehend zurückgebildet. Es bleiben nur noch wenige Zellen übrig, die sich vom anschliessenden Parenchym kaum unterscheiden lassen und bei starker Spannung des Integumentes, wie es z.B. bei trächtigen Weibchen auftritt, so stark auseinandergezogen und abgeplattet werden, dass sie überhaupt nicht mehr gesehen werden können. Die wenigen übrig gebliebenen Zellen bilden kurz vor der nächsten Häutung eine neue, vollständige Hypodermis, die ihrerseits die neue Cuticula absondert.

Die Cuticula ist dünn, durchsichtig, völlig glatt und dehnbar. Nur die steifen Beinglieder, Teile des Gnathosomas und die Ventralringe bilden eine Ausnahme. Diese besitzen eine dickere Cuticula, was sich auch durch ihre hellbraune Farbe dokumentiert. Allerdings soll nach NALEPA (1884/85) diese Färbung nicht nur durch die Eigenfarbe des Chitins, sondern zum Teil auch durch eingelagerte Farbstoffe bedingt sein.

Auf eine Darstellung der Haare und Borsten, insbesondere auf eine Benennung nach der Nomenklatur von OUDEMANS (cit. n. VITZTHUM 1940/43) soll hier verzichtet werden. Über Zahl und Anordnung orientieren die vorzüglichen Umrisszeichnungen von HUGHES (1950). Lediglich eine Spezialausbildung der Haare, die sogenannten Solenidien sollen im Abschnitt über die Sinnesorgane noch zur Sprache kommen (S. 89; 123).

Ausser diesen markanten und in bestimmter Zahl vorhandenen Haaren finden sich bei der Larve am ganzen Körper sehr viele feinste Haare (Abb. 30 a). In einem einzigen Fall wurden entsprechende „Lanugo“-Haare auch bei einer Tritonymphe von *H. laboratorium* gefunden.

3. Das Endoskelett.

Ausser dem Exoskelett der Cuticula weist *H. laboratorium* Einrichtungen auf, die bereits als Endoskelett bezeichnet werden dürfen. Die Cuticula der Beinglieder ist genügend stark, um ihrer Funktion als Widerlager der Muskulatur vollauf zu genügen. Das weiche und dehbare Integument des Körpers aber bietet den Muskelansätzen zu wenig Widerstand und wird durch das Endoskelett teils unterstützt, teils ersetzt. Es besteht im wesentlichen aus den Apodemen und einem Endosternit.

Die Apodemen sind die Seitenwände der in den Körper fest eingebauten Coxalglieder der Schreitextremitäten (S. 81). Sie bilden mehr oder weniger weit ins Körperinnere vorragende Leisten. Die Epimeren der Coxae I vereinigen sich in der Medianlinie und bilden ein kurzes, caudalwärts gerichtetes „Sternum“. Zur entsprechenden Bildung eines cranialwärts gerichteten „Ventums“ auf dem Metapodosoma kommt es bei *H. laboratorium* nicht (vgl. S. 118).

Wenn auch die Apodemen immer noch zum Exoskelett gerechnet werden

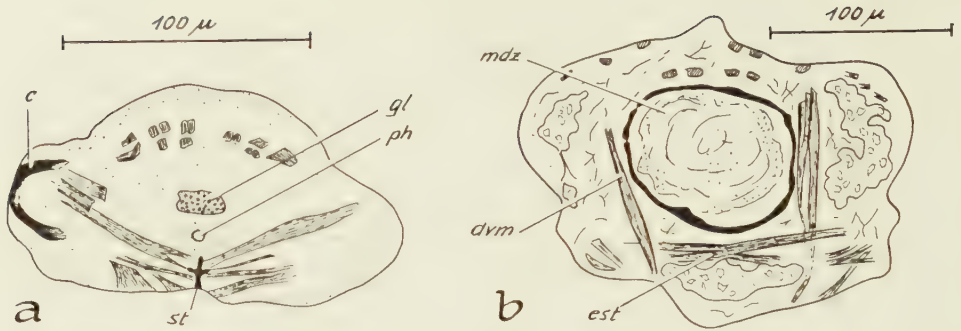


Abb. 11. Endoskelett. Transversalschnitte. a) Sternum mit Muskelansätzen, b) Endosternit (Sehnenplatte). c Coxa, dvm dorsoventrale Muskeln, est Endosternit, gl Ganglion, mdz zentraler Mitteldarmabschnitt, ph Pharynx, st Sternum.

könnten, so trifft das für den Endosterniten nicht mehr zu. Ein solcher ist von den verwandten Tyroglyphiden bekannt und wird wegen der Übereinstimmung der Anatomie aller *Sarcoptiformes* auch für die anderen Gattungen der *Acaridae* angenommen. Es handelt sich dabei nicht um ein eigentliches Hartgebilde, sondern um eine Art „Sehnenplatte“, welche im vorderen Teil des Podosomas schwebt und von den an ihr entspringenden Extremitätenmuskeln in Spannung gehalten wird. Bei *H. laboratorium* kann am lebenden Tier deutlich der Vorderrand einer beweglichen Sehnenplatte beobachtet werden, der dem Ansatz von Bein- und Kopfmuskeln dient. Die caudalen Teile des Endosterniten sind unter den umfangreichen Mitteldarm verlagert und entziehen sich der direkten Beobachtung. Auf Schnittpräparaten lässt sich aber ohne weiteres das Auseinanderstrahlen der Muskelzüge erkennen (Abb. 11; 24c). Es darf daher als sicher angenommen werden, dass mindestens die *Anoetinae* die postulierte Sehnenplatte besitzen.

In diesem Zusammenhang soll noch auf zwei paramedian gelegene Eindellungen hingewiesen werden, welche *H. laboratorium* auf der Dorsalseite des Metapodosomas aufweist. Es sind das Stellen, die dorsoventralen Muskeln als Ursprung dienen ohne aber besondere, den Apodemen vergleichbare Vorsprünge zu besitzen.

4. Die Muskulatur.

Die Anordnung der Muskelzüge stimmt bei allen bisher untersuchten Tyroglyphiden überein. Es sei deshalb auf die ausführliche Darstellung der Verhältnisse bei *Glycyphagus domesticus* de Geer von T. E. HUGHES und A. M. HUGHES (1938) verwiesen.

5. Das Nervensystem.

Bei den Milben ist das Nervensystem maximal konzentriert; es wird aber embryonal wenigstens zum Teil noch segmental angelegt. Im adulten Zustand

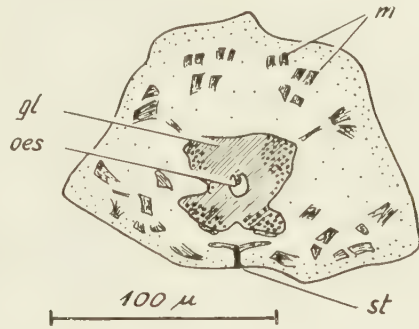


Abb. 12. Transversalschnitt durch Oesophagus (oes) und Schlundganglion (gl). m Muskulatur, st Sternum.

beschränkt es sich aber auf eine den Oesophagus umfassende Masse und die von ihr entspringenden Nerven. Unter den *Acaridiae* sind nur die Verhältnisse weniger Tyroglyphiden bekannt.

Die ursprüngliche Zusammensetzung der Ganglienmasse aus Oberschlund- und Unterschlundganglion wird bei *H. laboratorium* an der Stelle, wo sie vom Oesophagus durchbohrt wird, durch eine laterale Einkerbung angedeutet (Abb. 12). Das Unterschlundganglion reicht unter dem Mitteldarm ziemlich weit, bis auf Höhe des zweiten Beinpaares caudalwärts. Die ganze Ganglienmasse besteht aus einem zentralen, faserigen Mark und der die Ganglienzellkörper enthaltenden Rinde. Diese umfasst das Mark mit Ausnahme der gegen den Mitteldarm gerichteten dorsocaudalen Fläche auf allen Seiten (Abb. 12; 14a). Nach NALEPA (1884) soll bei den Tyroglyphiden die Rindenschicht nur eine Zelle umfassen. Bei *H. laboratorium* sind es aber sicher deren mehrere. Einige sehr feine, wegziehende Nervenfasern konnten festgestellt werden.

6. Sinnesorgane.

Bei den Adulti von *H. laboratorium* konnte in Bezug auf Sinnesorgane nur wenig festgestellt werden. Für die Milben wird angenommen (VITZTHUM 1940/43), dass alle Haargebilde mit einer Sinnesfunktion in Verbindung stehen. Der Nachweis, was für eine Sinnesfunktion bei den einzelnen Haaren vorliegt, ist aber meistens sehr schwierig wenn nicht sogar unmöglich. Am einleuchtensten ist die Zugehörigkeit von Haaren zum Tastsinn. Dieser kommt aber aus verschiedenen Gründen, die hier nicht erläutert werden sollen, für einzelne Haartypen nicht in Frage. Die Einteilung der Haargebilde der *Acar*i beruht daher weniger auf deren Funktion als vielmehr auf ihrem Aufbau und ihrem Gehalt an verschiedenen Cuticulasorten. So wird dem isotropen, gewöhnlichen „Chitin“ das doppeltlichtbrechende „Actinochitin“ gegenübergestellt. Von den verschiedenen Haartypen sollen hier nur die *Solenidien* zur Sprache kommen, welche kein Actinochitin besitzen und in der Längsrichtung von einem Kanal durchzogen werden, der mit Plasma erfüllt ist und mit dem peripheren Nervensystem in Verbindung stehen soll. Die äussere Gestalt kann

verschieden sein, weist aber häufig die Form eines Kolbens oder Zapfens auf. *H. laboratorium* besitzt auf der Tibia I und auf dem Tarsus II je einen solchen Zapfen, der als Organ des Geruchssinnes zu bezeichnen ist. Die Deutonymphen zeigen das gleiche Organ in ausgeprägterer Ausbildung. Da dieser Kolben bei unseren experimentellen Untersuchungen der Deutonymphe eine Rolle spielt, soll eine eingehendere Besprechung erst bei der Behandlung der Anatomie dieses Jugendstadiums erfolgen (S. 123). An dieser Stelle sei lediglich erwähnt, dass durch chemotaktische Versuche ein Geruchssinn bei den Adulti tatsächlich nachgewiesen wurde (Abb. 48 c, d).

Deutlich ausgeprägte Organe, die dem Lichtsinn zuzuordnen wären, besitzt *H. laboratorium* wie die meisten *Sarcoptiformes* im ausgewachsenen Zustande nicht. Allerdings gibt es gerade unter den Tyroglyphiden, zu denen auch *Histiostoma* gehört, einige Ausnahmen. Es überrascht deshalb nicht, dass die Deutonymphe von *H. laboratorium* einen ausgesprochenen Lichtsinn besitzt (S. 123). Allerdings fehlt auch den Adulti und den anderen Jugendstadien der Lichtsinn nicht gänzlich. Nähern wir ihnen nämlich die Spitze einer sauberen Nadel oder einer feinen Pinzette auf 1—3 mm, so weichen sie häufig vor dieser zurück. Ein Helligkeitssehen, ev. ein schwaches Richtungssehen ist sicher vorhanden, doch ist es zu schwach ausgeprägt, um als Grundlage für irgend welche Taxien zu dienen. Offenbar wirkt das Licht durch das dünne Integument hindurch direkt auf das Oberschlundganglion. Das ist auch von vielen anderen Milben bekannt, die im Falle starker Panzerung über dem „Gehirn“ verdünnte, durchsichtige Stellen des Integumentes aufweisen.

Der Geschmackssinn ist sicher vorhanden und wahrscheinlich irgendwo im Gnathosoma lokalisiert. Die ständig herummarschierenden Tiere setzen von Zeit zu Zeit ihre Cheliceren in raspelnde Bewegung, auch wenn kein Futter vorhanden ist. Sie vermögen schon nach wenigen Chelicerenbewegungen alte und frische Hefe zu unterscheiden. Es ist also möglich, dass dadurch der Untergrund mit Chemorezeptoren geprüft wird. Die Vermutung HUGHES' (1950), dass das feine Köpfchen am Ende des Bohrstachels der Chelicere (Abb. 8 b) ein Sinnesorgan sein könnte, erscheint daher als durchaus gegeben, ist aber sonst durch nichts belegt (vgl. S. 84).

Die bei den meisten Tyroglyphiden vorhandenen Genitalnäpfe, welche als Chemorezeptoren (S. 25) ebenfalls der Prüfung des Untergrundes dienen, fehlen bei den *Anoetinae*; nur die Deutonymphe weist zwei Paar als Rudimente auf (S. 103; 123).

7. Das Verdauungssystem.

a) Der Darmkanal.

Das Darmsystem stimmt sowohl in der Anatomie wie in der Histologie mit dem überein, was verschiedene Autoren (T. E. HUGHES und A. M. HUGHES 1938; HALLER 1880;

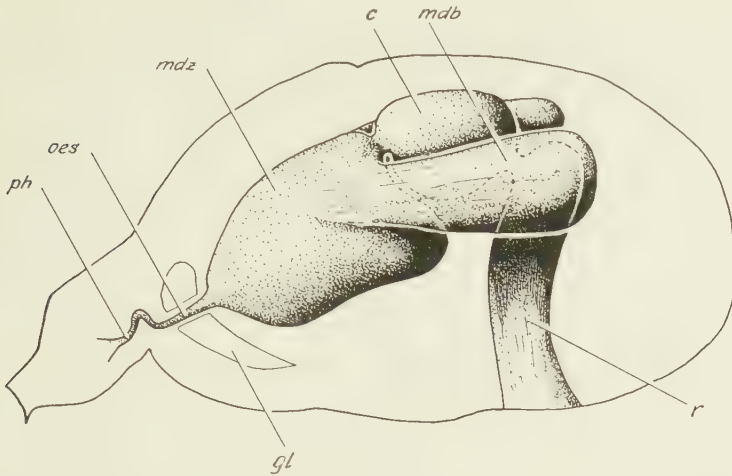


Abb. 13. Darmkanal in Seitenansicht. *ph* Pharynx, *oes* Oesophagus, *mdz* zentraler Mitteldarmabschnitt, *mda* Mitteldarmabschnitt, *c* Colon, *r* Rectum; *gl* Schlundganglion.

MICHAEL 1901; VITZTHUM 1940/43 u.a.) bei Vertretern der *Acaridae* und anderer Milben-
gruppen (HENKING 1882; REUTER 1909) gefunden haben. Aus diesem Grunde und weil
besonders die Histologie nicht mit den für ihr Studium notwendigen Spezialfärbungen
untersucht wurde, soll auch hier auf eine ausführliche Schilderung der Verhältnisse ver-
zichtet werden.

Der durchgehende Darmkanal gliedert sich in Pharynx, Oesophagus, Mittel-
darm, Colon und Rectum (Abb. 13). Ich halte mich dabei an die Nomenklatur,
wie sie MICHAEL in seinen Publikationen verwendet.

Beim *Pharynx* liegen in der Ruhelage dorsale und ventrale Wand dicht
aufeinander. Während die ventrale Wand mit den chitinösen Verspannungen
des Mundes in Beziehung steht, ist die dorsale Wand häutig und elastisch.
An ihr setzen kräftige Dilatoren an, die durch Kontraktion eine Aus-
weitung des Pharynxlumens bewirken und so eine Saugwirkung ausüben (Abb.
14). Die Kontraktion des Pharynx erfolgt zum Teil durch besondere Kon-
striktoren, welche peristaltische Bewegungen auszuführen vermögen, zum Teil
durch die eigene Elastizität. Der Übergang zum Oesophagus wird durch einen
deutlichen, mehr oder weniger dorsoventralen Knick des Darmrohres gebildet
(Abb. 14 a). Dieser ist am lebenden Tier sehr gut zu sehen, besonders weil
die caudal gelegenen Bündel der Pharynxdilatoren auch auf ihn über-
greifen und durch die Saugbewegungen eine Streckung der erwähnten Darm-
biegung herbeiführen. Der Oesophagus selbst ist sehr dünn und durchbohrt
in geradem Verlauf die zentrale Ganglienmasse.

Der anschließende, recht voluminöse Mitteldarm gliedert sich in einen
zentralen, ei- bis kugelförmigen Teil und die paarigen,

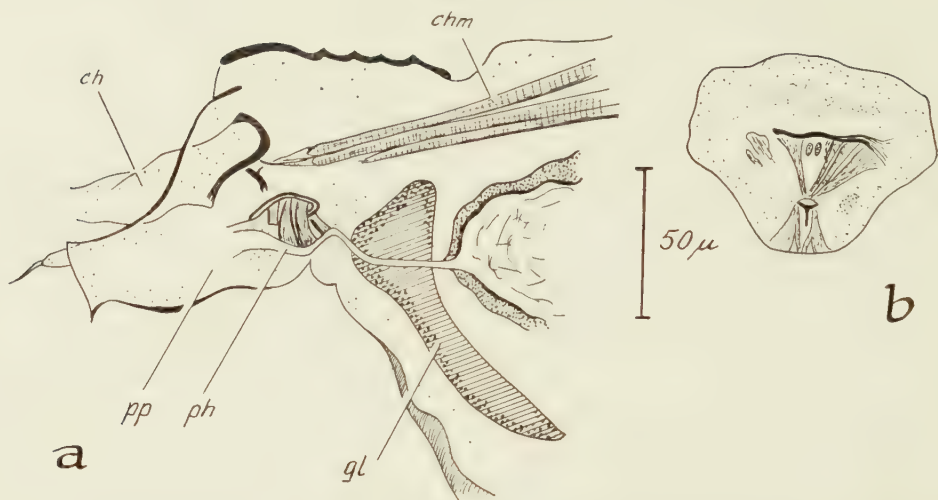


Abb. 14. Schlundregion. a) Sagittalschnitt, b) Transversalschnitt. *ch* Chelicere, *chm* Chelicerenmuskulatur, *gl* Ganglion, *ph* Pharynx mit Pharynxmuskulatur, *pp* Palparium.

caudalwärts bis über das Rectum hinaus reichenden Mitteldarmblindsäcke. Bei hochträchtigen Weibchen, die bis acht Embryonen im Ovidukt aufweisen können, kommt es zu starken Verlagerungen der übrigen Eingeweide, besonders der Mitteldarmblindsäcke. Diese werden dann aus ihrer ursprünglichen craniocaudalen Richtung im hintern Teil in eine ventrodorsale abgedrängt, so dass sie bei oberflächlicher Betrachtung stark verkürzt erscheinen.

Nach den übereinstimmenden Angaben in der Literatur besteht der Mitteldarm aus einem Platten- oder Pflasterepithel, das einer feinen Basalmembran aufliegt. Wie Schnitte zeigen, wachsen im caudalen Abschnitt des zentralen Mitteldarmes, vor allem aber in den hinteren Teilen der Blindsäcke (Abb. 16; 24) die Zellen des Epithels gegen das Lumen keulenförmig vor, werden vakuolisiert und erhalten so ein drüsenzellartiges Aussehen. Bei der Lebendbeobachtung erscheinen die Zellen prall und abgerundet und zeigen nicht die ausgeprägte Keulenform. Diese dürfte daher zu einem grossen Teil ein Produkt der Fixationsschrumpfung sein (Abb. 17). In den Blindsäcken lösen sich einzelne Keulenzellen los, die wenig Plasma und sehr viel Granula enthalten, worauf sie im Lumen frei flotieren und sich schliesslich im zentralen Mitteldarmabschnitt mit dem dort befindlichen Nahrungsballen vereinigen. Die Bildung der Keulenzellen verläuft analog zu derjenigen bei den *Trombidiformes* und ist für diese von S. THOR (1903) ausführlich beschrieben worden. Nach anderen Beobachtungen (T. E. HUGHES und A. M. HUGHES 1938) entleeren die vesiculär gewordenen Zellen eine klare Flüssigkeit ins Lumen.

Die aufgenommene Nahrung gelangt aus dem Oesophagus in den zentralen Mitteldarmabschnitt, verbleibt dort und dringt normalerweise nicht in die Blind-

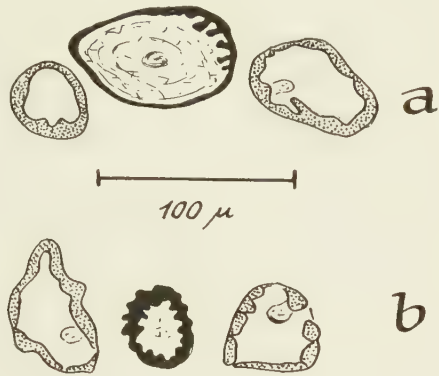


Abb. 15. Querschnitte durch Colon und Mitteldarmblindsäcke. a) Colon gefüllt, einzelne Zellen mit Fortsätzen, b) Colon leer, Wand in Falten gelegt.

säcke ein. Nur ausnahmsweise können vereinzelte Hefezellen u.ä. im caudalen, deutlich drüsigen Teil der Blindsäcke beobachtet werden. Durch die Peristaltik der Blindsäcke werden sie über kurz oder lang wieder zurück befördert. Auch der zentrale Teil des Mitteldarmes und das Colon führen starke peristaltische Bewegungen aus. Wie bei den anderen *Acaridiae* konnte auch bei *H. laboratorium* nichts festgestellt werden, das als Muskelfasern angesprochen werden könnte. Die beiden Blindsäcke kontrahieren sich vielfach synchron, häufig aber auch alternierend. Bei der Kontraktion wird die Flüssigkeit aus dem Lumen der Säcke in den zentralen Abschnitt gepresst, die keulenförmigen Zellen berühren sich und füllen das Lumen völlig aus (Abb. 17 d). Bei der Dilatation weichen die Zellen wieder auseinander und es entsteht sowohl in der Flächenansicht wie im optischen Schnitt ein Bild, wie wenn die Zellen völlig voneinander isoliert wären und nur durch die Basalmembran zusammengehalten würden (Abb. 17 c). Auch auf den Schnittpräparaten kann oft eine entsprechende Aufteilung der Blindsackwand festgestellt werden, die kaum auf eine mechanische Schädigung beim Schneiden zurückgeführt werden kann, da dicht daneben liegende Teile desselben Schnittes intakt sind (Abb. 24). In diesen Schnitten ist allerdings die feine Basalmembran auch nicht zu sehen.

Das Colon ist ein kugelförmiger, in seiner Grösse variabler Darmabschnitt. In entleertem Zustande wird die dorsale Wandung in Falten gelegt, sodass bei der Füllung eine starke Grössenzunahme möglich wird (Abb. 15). Die Zellen zeigen dann auch häufig Fortsätze, die ins Lumen hinein ragen und nicht vakuolisiert sind. Schliesslich wird ein kugelförmiger Kotballen gebildet, der durch ein von den Epithelzellen abgesondertes Sekret mit einer dünnen Hülle umgeben werden soll (VITZTHUM 1940/43). Tatsächlich kann auch bei *H. laboratorium* eine konzentrische Schichtung des scharf konturierten Kotballens gesehen werden.

Das anschliessende Rectum verläuft in dorsoventraler Richtung zum Anus und ist wie bei den übrigen *Acaridiae* mit Längsmuskelfasern versehen.

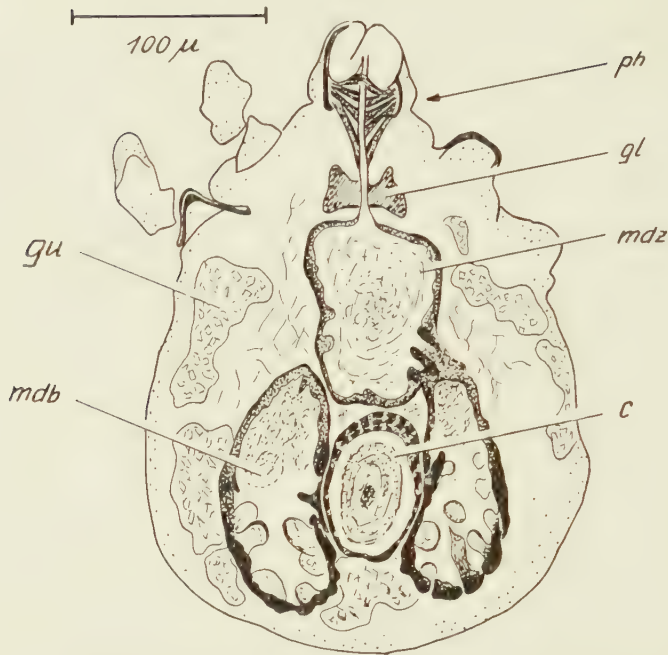


Abb. 16. Schiefer Horizontalschnitt durch ein Weibchen. Die Blindsäcke sind nur im cranialen Teil mit Nahrungsbrei gefüllt; dieser ist durch die Schrumpfungen während der Fixation aus dem zentralen Mitteldarmabschnitt in die Blindsäcke gepresst worden. *c* Colon, *gl* Ganglienmasse, *gu* Guanin der Speicherniere, *mdb* Mitteldarmblindsäcke, *mdz* zentraler Abschnitt des Mitteldarmes, *ph* Pharynx mit Muskulatur.

Die sagittal gerichtete Afterspalte wird durch kurze, transversale Muskeln, die von ihrem Rande zur benachbarten Körpercuticula ziehen, geöffnet (Abb. 23 b).

Über die Funktion der Mitteldarmblindsäcke gehen die Meinungen auseinander. Dienen sie der Aufspeicherung der Nahrung, vollziehen sie die Resorption oder liefern sie Verdauungsfermente? Die heutige Auffassung, die durch meine Befunde an *H. laboratorium* gestützt wird, geht dahin, dass die Blindsäcke hauptsächlich Fermente produzieren, daneben aber auch noch Exkrete ins Lumen abgeben.

Bei der lebenden Milbe werden die Blindsäcke nicht mit Nahrungsbrei gefüllt (Abb. 17 a). Gegenteilige Befunde an Schnittpräparaten, z.B. Füllung der cranialen Hälfte (Abb. 16) beruhen auf einem passiven Eindringen des Nahrungsbreies aus dem zentralen Mitteldarm in die Blindsäcke, was durch den Schrumpfungsdruck bedingt ist. Ob Exkrete in nichtkristallisierter Form, wie das NALEPA (1884/85) annimmt, abgegeben werden, wurde nicht beobachtet, wäre aber in beschränktem Ausmasse denkbar, da kein nach aussen offenes Exkretionssystem vorhanden ist (S. 96). Als Hauptresorptions-

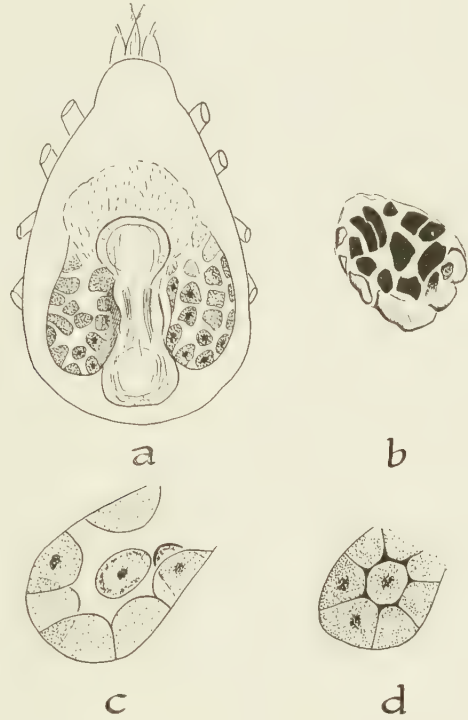


Abb. 17. Mitteldarmblindsäcke. a) Vitalfärbung des Darmes; die Zellen der Blindsäcke sind stark angefärbt, b) Einzelne Blindsackzelle eines mit Toluidinblau vitalgefärbten Individuums. Im Innern schollenförmige, gefärbte Körper, aussen ungefärbte, helle Körper, die im Aussehen den Guaninkristallen der Speicherniere entsprechen. c) Blindsack in kontrahiertem (d) Zustand (Lebendbeobachtung). Die Zellen sind prall. Die Keulenform auf Schnittpräparaten dürfte daher zur Hauptsache ein Fixationsprodukt sein.

stelle dürfte das Colon funktionieren. In vielen Fällen konnten in diesem Darmabschnitt noch gut erhaltene Hefezellen festgestellt werden. Auch T. E. HUGHES u. A. M. HUGHES (1938) fanden im Colon von *Glycyphagus domesticus* noch intakte Pilzhypen. Ausserdem verbleibt der Nahrungsballen einige Zeit im Colon und schrumpft dabei merklich zusammen (Grössenänderung des Colons, Abb. 15), was auf eine Resorption hindeutet.

Beim Verfüttern von verschiedenen Vitalfarbstoffen färben sich die Zellen der Blindsäcke sehr intensiv, während der Mitteldarm und das Colon mehr durch die darin enthaltenen, schwach gefärbten Nahrungsballen deutlicher erkennbar werden. Ich glaube nicht, dass der Farbstoff durch Resorption direkt aus dem Darmlumen in die Blindsackzellen gelangt, sondern dass er aus der Körperflüssigkeit durch die Zellen „aufgesogen“ wird (S. 96), zumal die Blindsäcke zwischen den gefärbten Zellen völlig farblos und hyalin erscheinen.

b) Der Fettkörper.

Die weissliche Farbe von *H. laboratorium* kommt, wie bereits angeführt wurde, durch die Beugung des Lichtes an den Guaninkristallen der Speicherniere (s.u.) und an den Tröpfchen des Fettkörpers zustande. Dieser setzt sich aus vielen kleinen, kugeligen Tröpfchen zusammen und ist in der Hauptsache in

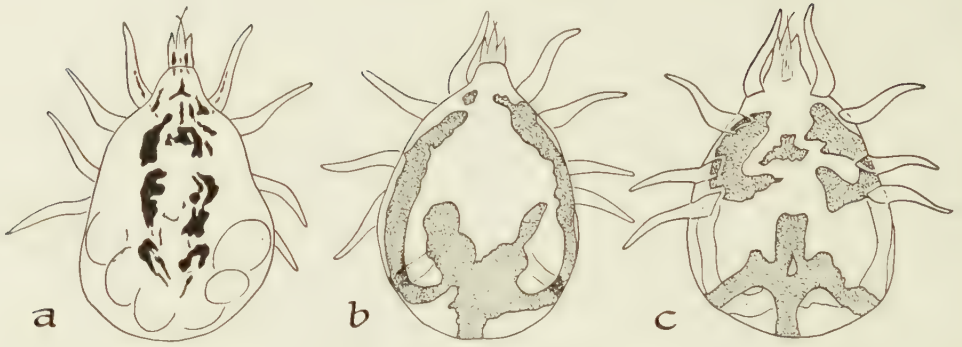


Abb. 18. Anordnung des Fettkörpers (a) und der Speicherniere in Dorsalansicht (b) und Ventralansicht (c).

zwei paramedianen Längsstreifen angeordnet (Abb. 18 a). Ausserdem sind solche Fettröpfchen, die sich mit Sudan III schön rot färben lassen, auch in den Muskeln und an der Sehnenplatte (Endosternit) zu finden. Es handelt sich dabei nicht um ein besonderes, wohl abgegrenztes Organ, sondern einfach um Teile des lockeren, parenchymatischen Gewebes, in welches das Fett eingelagert wird. Die Ausdehnung des Fettkörpers kann daher je nach dem gebotenen Futter beträchtlich variieren.

8. Das Exkretionssystem.

Die *Anoetinae* besitzen kein besonderes Exkretionsorgan. Trotzdem werden Konkretionen aus Guanin, dem Exkretionsprodukt aller Milben gebildet. Das Guanin soll in diesem Falle von den Zellen des Mitteldarmes produziert werden und regellos im Körperparenchym abgelagert werden, sodass von einer Speicherniere gesprochen werden kann (VITZTHUM 1940/43). Als Produktionsort könnten die Blindsackzellen in Frage kommen. Bei Vitalfärbungen durch Verfüttern von Trypanblau konnten in mehreren Fällen in den erwähnten Zellen gut abgegrenzte Körper festgestellt werden (Abb. 17 b), wobei die zentral gelegenen kräftig blau gefärbt waren, die peripheren dagegen in ihrem Aussehen durchaus den Guaninkristallen der Speicherniere entsprachen. Die regellose Ablagerung im Körper trifft nach unseren Feststellungen bei *H. laboratorium* nicht ganz zu. Wohl bildet das abgelagerte Guanin ein kompliziertes, in seinen feineren Umrissen variables Muster, doch stimmt dieses Muster in den Grundzügen bei allen Individuen überein (Abb. 18 b, c). Mikroskopische Beobachtungen am lebenden Tier haben ergeben, dass die Guaninstränge und -komplexe von einer zarten Membran umfasst sind, was besonders bei Bewegungen der Eingeweide deutlich wird.

Abb. 18 zeigt, dass die Speicherniere mehr oder weniger eng den einzelnen

Darmabschnitten angelagert ist. Das braucht weiter nicht überraschend zu sein, da man annehmen kann, dass die von ihr eingenommenen Stellen die einzigen neben dem Darmkanal und den Geschlechtsorganen freien Räume sind. Da nun aber bei den *Prostigmata* (Untergruppe der *Trombidiformes*) die Basalmembran des Darmes oft zugleich auch diejenige der Exkretionsschläuche ist, also eine enge Verbindung zwischen Darm und Exkretionsorgan besteht, wäre es denkbar, dass auch bei *H. laboratorium* an einigen Stellen ein ähnlich inniger Kontakt bestünde. Das von den Darmzellen ausgeschiedene Guanin könnte dann auf kürzestem Weg an seinen Bestimmungsort gelangen. In jedem Schnittpräparat können tatsächlich Kontaktstellen zwischen Darm und Speicherniere gefunden werden. Wohl handelt es sich bei den *Prostigmata* um Vertreter aus einer ganz anderen Unterordnung, welche über zellulär aufgebaute, nach aussen sich öffnende Exkretionskanäle verfügt, doch ist die Annahme berechtigt, dass die Verhältnisse der *Anoetinae* nur eine Spezialisierung repräsentieren, dass die ursprünglich vorhandenen Exkretionsschläuche die Funktion der Guaninbildung an die Darmzellen abgetreten und als Folge davon ihren zellulären Bau eingebüsst, ihre Lage aber beibehalten haben. Embryologische Untersuchungen über die Anlage der Organe könnten vermutlich zur Klärung beitragen.

Nach allem, was über Darm- und Exkretionssystem gesagt wurde, könnte sich der Stoffwechsel folgendermassen abspielen: Die hauptsächlich durch die Zellen des Colons und vielleicht auch diejenigen des zentralen Mitteldarmabschnittes resorbierten Stoffe gelangen in die Körperflüssigkeit. Die verwertbaren Anteile werden als Betriebsstoffe direkt den Organen, als Speicherstoffe dem Fettkörper zugeführt. Die unverwertbaren Anteile, z.B. Farbstoffe, und die Abbaustoffe der Zellen des Darmes selbst und der übrigen Organe werden ebenfalls in die Körperflüssigkeit abgegeben und von den Blindsackzellen aufgenommen. Von dort werden diese Stoffe teils ins Darmlumen ausgeschieden, von wo sie mit der Faeces ins Freie gelangen, teils in Guanin verwandelt und in die anliegende Speicherniere abgegeben. Diese Vermutung müsste allerdings einer histochemischen Prüfung unterzogen werden.

9. Die Öldrüsen.

Auf der Dorsalseite findet sich auf der Grenze Metapodosoma/Opisthosoma ein Paar sogenannter Öldrüsen (Abb. 3 b; 19). Sie bestehen aus einem im voll ausgebildeten Zustande umfangreichen Sack, der unmittelbar unter dem Integument liegt. Ein kurzer, chitinisierter Kanal führt zum feinen Drüsenporus. Bei jeder Häutung werden die Drüsen ebenfalls abgeworfen. An frisch gehäuteten Individuen sind sie nicht zu finden, werden aber bald durch Eindellung des Integumentes neu gebildet. Aus diesem Grunde müssen wir sie als Hautdrüsen bezeichnen. Mit der Zeit bildet sich in diesen Drüsen eine

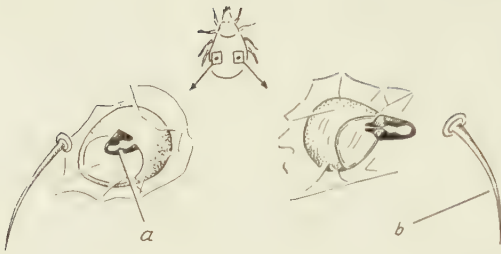


Abb. 19. Oeldrüsen. Der kurze Ausführungsgang (a) ist deutlich zu sehen. b Borste.

gelblich-grüne, ölige Flüssigkeit. Durch den Ausführungsgang tritt das Sekret nach aussen und überzieht die ganze Körperoberfläche. Die Wandung der entleerten Drüse legt sich in Falten. Durch Druckeinwirkung kann im Deckglaspräparat unter Umständen das Herausquellen des Öles in Form eines Tropfens erzwungen und direkt beobachtet werden.

In der älteren Literatur (z.B. HALLER 1880, CLAPARÈDE 1886) wurden diese Drüsen meist als Exkretionsorgan interpretiert. Aber schon MÉGNIN (1874) glaubt nicht mehr an diese Funktion, sondern nimmt an, dass sie eine ähnliche Rolle wie die Krebssteinchen spielen könnten. Heute ist die Deutung als Öldrüse durchgehend anerkannt.

10. Kreislauf- und Atmungssystem.

Besondere Organe für den Gasaustausch und die Stoffverteilung fehlen bei *H. laboratorium*. Die Körperflüssigkeit, welche Leukozyten enthält, wird durch die Kontraktion der Körpermuskulatur und durch die zeitweisen, rhythmischen Bewegungen der Darmblindsäcke durch die Maschen des Körperparenchyms getrieben und gemischt. Die äussere Atmung vollzieht sich lediglich durch das dünne Integument.

11. Das Genitalsystem.

a) Der weibliche Genitalapparat.

Der weibliche Geschlechtsapparat weist als Besonderheit zwei Geschlechtsöffnungen auf, von denen die eine nur der Spermienaufnahme, die andere nur der Eiablage dient. Wie Abb. 20 zeigt, setzt sich das weibliche Genitalsystem aus der Kopulationsöffnung (Bursa copulatrix), einem engen Verbindungsgang, dem unpaaren Receptaculum seminis, den anschliessenden, paarigen Ovarien, den beiden Ovidukten, der geräumigen „Vagina“ und der vorderen Genitalöffnung, „Vulva“ zusammen. Die Bezeichnungen „Vagina“ und „Vulva“ sind im Falle der *Acaridiae* irreführend, da diese Abschnitte die entsprechenden Funktionen nicht ausüben. Bei anderen Milbengruppen aber funktionieren die homologen Abschnitte tatsächlich als Vagina und Vulva. Die Homologie ist daher

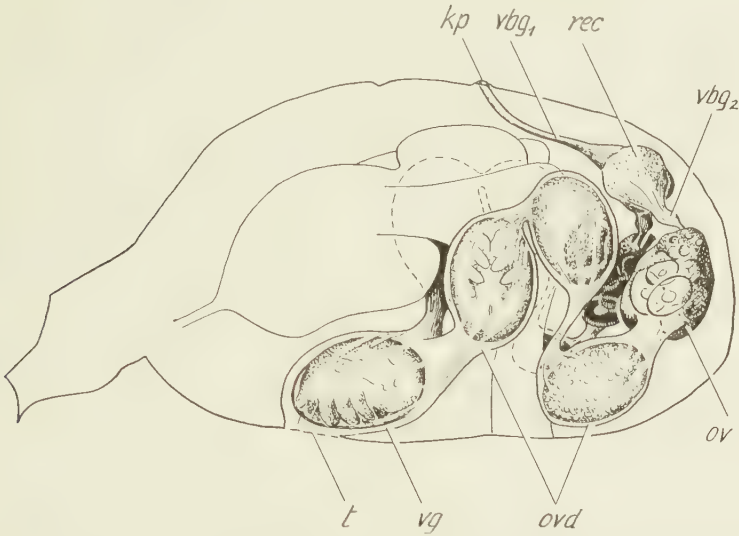


Abb. 20. Weiblicher Geschlechtsapparat in Seitenansicht. Der Darmkanal ist in den Umrissen eingezeichnet. *kp* Kopulationsporus, *vbg₁* Verbindungsgang zum Receptaculum, *rec* Receptaculum seminis, *vbg₂* Verbindungsgang zum Ovar, *ov* Ovar, *ovd* Ovidukt, *vg* „Vagina“, *t* Tokostom.

das einzige Argument, welches die Anwendung der gleichen Nomenklatur auch bei den Acaridiae rechtfertigt. Um einen Irrtum auszuschliessen ist es aber besser, die vordere Geschlechtsöffnung ihrer Funktion entsprechend als Tokostom (Eilegeöffnung) zu bezeichnen.

Die Kopulationsöffnung liegt dorsal auf der Medianlinie des Opisthosomas, ziemlich genau auf der gleichen Höhe wie die beiden Öldrüsen. Es handelt sich um einen ausserordentlich feinen Porus, der von einer kleinen, ringförmigen Vorwölbung der Cuticula umgeben ist (Abb. 21). Von irgend einer Erweiterung des Verbindungsganges konnte nichts gesehen werden, so dass die Bezeichnung „Bursa“ für den unmittelbar unter dem Porus gelegenen Teil des Ganges nicht den Gegebenheiten entspricht.

Noch schwieriger als der Kopulationsporus ist der Verbindungsgang zum Receptaculum seminis zu finden. In den meisten Fällen wird ein Erkennen des engen, häutigen Ganges durch das Guanin der Speicherniere unmöglich gemacht.

Das Receptaculum seminis liegt gegen den caudalen Pol des Weibchens, zwischen den Enden der Mitteldarmblindsäcke, also noch im dorsalen Teil des Opisthosomas. Seine Grösse schwankt beträchtlich, je nach dem Füllungsgrad mit Spermamasse (Abb. 23; 24 a). In einer diffus gefärbten Grundmasse liegen die nur 2,5—5 μ grossen, kugeligen Spermien.



Abb. 21. Kopulationsporus in Seitenansicht. Starke Vergrößerung.

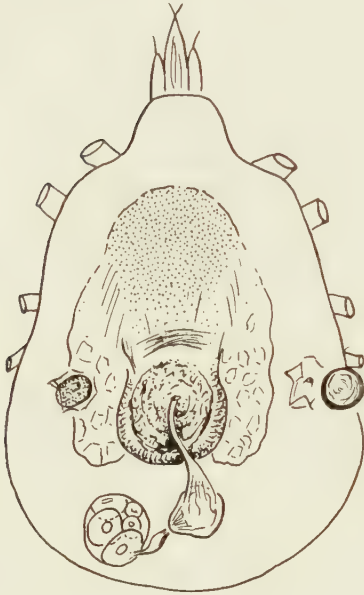


Abb. 22. Kopulationsporus, Receptaculum seminis, Ovar und Verbindungsgänge. Lebendbeobachtung an einem sehr guaninarmen Individuum. Das rechte Ovar ist von der Speicherniere (nicht eingezeichnet) verdeckt. Bei der rechten Öldrüse ist das Sekret als Tropfen ausgetreten. Der ungefärbte Darm ist gut erkennbar. Zentraler Mitteldarmabschnitt und Colon sind durch den Inhalt dunkel getrübt, während die Blindsäcke hell und völlig klar erscheinen, d.h. keinen Nahrungsbrei enthalten.

Die paarigen Verbindungsgänge zu den Ovarien sind zarte, häutige Schläuche, die nach links und nach rechts in die Tiefe führen und eine Anschwellung aufweisen (Abb. 22).

Die Eierstöcke liegen am weitesten caudal und sind am lebenden Tier im durchfallenden Licht gut zu erkennen, da jener Bereich in der Regel frei von Guanin ist (Abb. 3; 18). Der dorsocaudale, d.h. dem Receptaculum zugewendete Teil erscheint als kompakte, einheitliche Masse. Erst im cranioventralen Abschnitt, also gegen den Eileiter zu, lassen sich einzelne Eier von verschiedener Grösse unterscheiden.

Die Wandung des Oviduktes ist sehr dünn, äusserst elastisch und widerstandsfähig. Er nimmt einen S-förmigen Verlauf, der je nach dem Gehalt an Eiern etwas variiert (Abb. 20). So kann z.B. der dorsalste Teil nicht nur neben sondern sogar über die Mitteldarmblindsäcke zu liegen kommen. Die in den Eileiter gelangenden Eier dehnen diesen sehr stark aus. Infolge seiner Elastizität zieht sich der Ovidukt hinter jedem Ei wieder zusammen. In der Regel sind zugleich mehrere Eier im Eileiter, so dass dieser ein rosenkranzähnliches Aussehen erhält. Die beiden Eileiter vereinigen sich unter dem Mitteldarm zur „Vagina“, die, auch wenn sie keine Eier enthält, sehr geräumig ist.

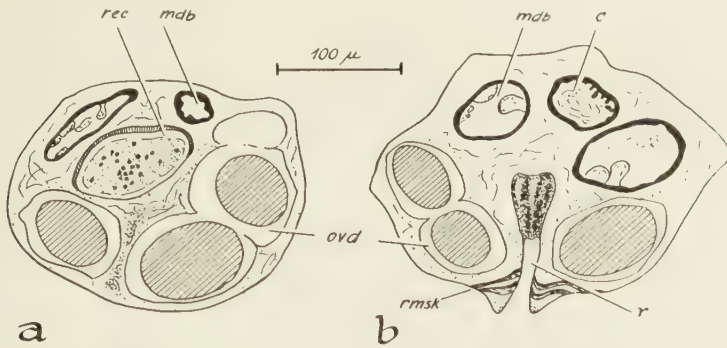


Abb. 23. Transversalschnitte durch ein Weibchen. a) auf Höhe des Receptaculum, b) auf Höhe des Anfers. *c* Colon, *mdb* Mitteldarmblindsäcke, *ovd* Ovidukt, *r* Rectum, *rec* Receptaculum seminis, *rnsk* Muskeln des Rectums.

Das quergestellte Tokostom liegt auf der Ventralseite zwischen den Epimeren des zweiten Beinpaares (Abb. 3 a). Die Eilegeöffnung ist dehnbar und weist ausser dem leicht verdickten Vorderrand keine weitere Verstärkung auf.

Die Eier, welche in den Eileiter gelangen, stehen mitten in der Furchung oder haben das Blastodermstadium bereits erreicht, da die Befruchtung bereits im Ovar erfolgt ist. Es fehlt ihnen noch die starre Eihülle. Daher kommt es infolge der peristaltischen Bewegungen des Eileiters zu starken Verformungen und Einschnürungen, so dass sie bei oberflächlicher Betrachtung leicht mit den Darmblindsäcken verwechselt werden können. Da bei den Eiern während ihrer Wanderung durch den Eileiter eine leichte Grössenzunahme beobachtet werden kann, nehmen T. E. HUGHES u. A. M. HUGHES (1938) an, dass der caudale Abschnitt des Oviduktes zur Dotterbildung befähigt sei. Der craniale Teil sezerniert die Schale der Eier. Diese haben sich unterdessen weiterentwickelt, so dass bei der Eiablage innerhalb der Eischale ein schon weit entwickelter Embryo, oft sogar schon die fertig ausgebildete Larve vorliegt (Abb. 28 b, c).

b) Der männliche Genitalapparat.

Die Hoden sind paarig und am caudalen Ende des Opisthosomas gelegen. Die beiden dünnen Vasa deferentia ziehen nach vorn und vereinigen sich zu einem kurzen Ductus ejaculatorius, welcher unmittelbar vor dem Anus, ungefähr auf Höhe des vierten Beinpaares mündet. Die Geschlechtsöffnung ist mit einem Penisapparat versehen, der nach unseren Beobachtungen aus einer oberflächlich gelegenen, nach cranial sich öffnenden Chitinspange und dem offenbar an der caudalen Wand des Ductus ejaculatorius entspringenden Penis besteht (Abb. 4; 25). Dieser ist sehr klein, mehr oder weniger nach caudal gerichtet und soll bei den *Acaridiae* nicht als Rohr, son-

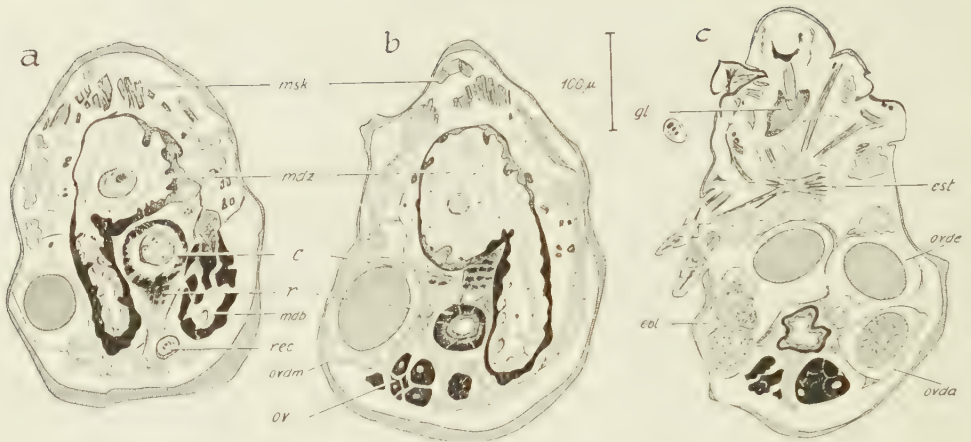


Abb. 24. Horizontalschnitte durch ein Weibchen. a) in Höhe des Colon, b) unter dem Colon, c) unter dem Mitteldarm. *c* Colon, *ebl* Ei im Blastodermstadium, *est* Endosternit, *gl* Ganglion, *msk* Muskeln, *mdz* zentraler Mitteldarmabschnitt, *mbd* Mitteldarmblindsäcke, *ov* Ovar, *ovda* Anfangsteil des Oviduktes, *ovdm* Mittelstück, *ovde* Endabschnitt, *r* Rectum, *rec* Receptaculum seminis.

dern als Rinne ausgebildet sein. Auf Abb. 26 b kann wenigstens der proximale Teil als Rinne interpretiert werden.

In den Ductus ejaculatorius münden zwei accessorische Drüsen von beträchtlicher Grösse. Sie liegen zur Hauptsache vor den Gonaden und über dem Genitalporus und dehnen sich auch cranialwärts im Podosoma aus (Abb. 25). Die linke Drüse reicht am weitesten dorsal, ist gekammert, ohne aber ein deutliches Lumen aufzuweisen und dürfte der „gekammerten Drüse“ anderer *Acaridiae* entsprechen. Die rechts in den Ductus ejaculatorius einmündende Drüse liegt mehr ventral und stösst in cranialer Richtung vor, wobei sie sich zugleich in die Medianebene verlagert und sogar stark auf die Gegenseite hinüber greifen kann. Sie zeigt ein weites, gekammertes Lumen. Über die Funktionen dieser zwei Drüsen ist nichts Bestimmtes bekannt. Man nimmt an, dass die grössere, „gekammerte Drüse“ ein flüssiges Sekret für das Ejakulat liefert. Die kleinere Drüse soll nach verschiedenen Autoren (s. VITZTHUM 1940/43) ein feinkörniges Sekret produzieren, nach T. E. HUGHES u. A. M. HUGHES (1938) als Vesicula seminalis funktionieren. Unsere Befunde sprechen eher für die erste Deutung. Wenn es sich um eine Vesicula seminalis handeln würde, müssten zum mindesten in einigen Fällen Spermien in ihrem Lumen zu finden sein. Das konnte aber in unseren Präparaten, selbst in Fällen, wo Spermien in den Vasa deferentia auftraten, nicht beobachtet werden. Dagegen ist das Lumen von einem leicht getönten, homogenen Medium erfüllt, ohne dass aber einzelne Granula unterschieden werden können.

Wie Abb. 26 b, c zeigt, wird der Genitalporus von Chitinstrukturen flankiert, die im Schnittbild deutlich als Falten erscheinen (Abb. 25 c). Auffallend

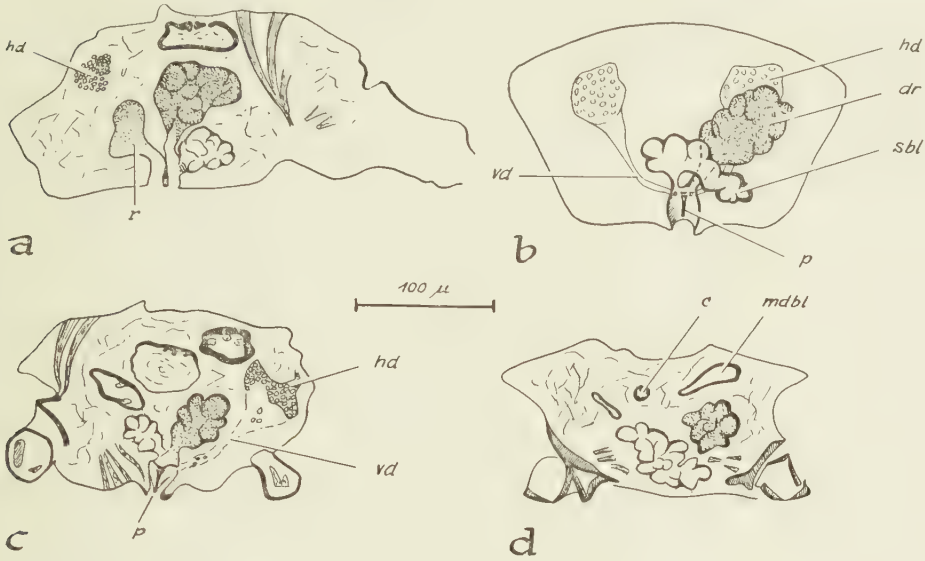


Abb. 25. Männlicher Geschlechtsapparat. a) Schiefer Sagittalschnitt, b) Ansicht von cranial, Schema, c) Transversalschnitt durch den Genitalporus, d) Transversalschnitt vor dem Genitalporus. *c* Colon, *dr* gekammerte Drüse, *hd* Hoden, *mdbl* Mitteldarmblindsack, *p* Penis, *r* Rectum, *sbl* „Samenblase“, *vd* Vas deferens.

sind in der Flächenansicht die vier dunkleren Punkte, welche bei starker Vergrößerung in der Schrägansicht als schwache Vorwölbungen erscheinen. Es könnte sich dabei um rudimentäre Genitalnäpfe handeln, ob-
schon in der Literatur angegeben wird, dass die *Anoetinae* im adulten Zustand keine solchen aufweisen. Es sind das napfähnliche Gebilde, welche bei den *Sarcoptiformes* mit zwei Paaren die Genitalöffnung sowohl des Männchens als auch des Weibchens flankieren. Wegen ihres äusserlichen Aussehens wurden sie ursprünglich als Saugnäpfe bezeichnet. MÉGNIN (1874) glaubte dem-
gegenüber, dass diese Organe bei der Ablage der Eier mitwirkten. H. SCHULZE (cit.n. VITZTHUM, 1940/43) konnte dann nachweisen, dass es sich wie bei den entsprechenden Gebilden der Hydrachnellen um Chemorezeptoren handelt und dass sie eine entsprechend starke Nervenversorgung aufweisen. Mit ihnen prüft das Weibchen vor der Eiablage den Untergrund auf seine diesbezügliche Eignung. Zu diesem Zwecke können sie in den meisten Fällen etwas vorgestülpt werden, weshalb sie oft auch als Genitaltaster bezeichnet werden. Die Genitalnäpfe der Männchen sind sicher ebenfalls keine Saug-
einrichtungen, obwohl gerade hier eine Haftfunktion während der Copula zweckmässig erscheinen würde. Über ihre Funktion beim Männchen lässt sich nichts Sicheres sagen. Wahrscheinlich spielen sie als Sinnesorgan beim Auffinden des Kopulationsporus eine Rolle. Ob diese chemorezeptorischer oder taktiler Natur ist, lässt sich nicht entscheiden.

Bei *H. laboratorium* fehlen solche Genitalnäpfe im weiblichen Geschlecht

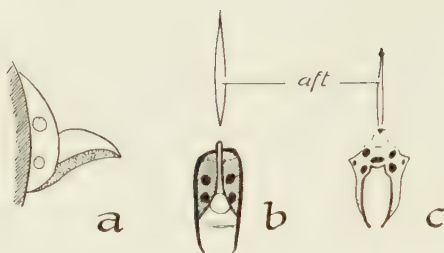


Abb. 26. Äussere männliche Genitalorgane. a) Penis von *Tyroglyphus mycophagus* (nach MÉGNIN 1874), Seitenansicht, b—c) *H. laboratorium*, Flächenansicht. In b) Penis ausgestreckt. aft After.

vollständig. Im männlichen Geschlecht könnten die erwähnten Buckel letzte, funktionsuntüchtige Rudimente darstellen. Leider waren die zur Verfügung stehenden Schnitte nicht geeignet, um eine eventuell vorhandene Nervenversorgung festzustellen. Doch spricht die Ähnlichkeit mit Abbildungen, wie sie z.B. MÉGNIN (1874) für *Tyroglyphus mycophagus* publizierte (Abb. 26 a) für die Wahrscheinlichkeit obiger Deutung (vgl. S. 90; 123).

C. UNTERSCHIEDE DER GESCHLECHTER.

Bei den *Acaridia*e tritt in der Regel Geschlechtsdimorphismus auf, der in einzelnen Familien so ausgeprägt sein kann, dass die beiden Geschlechter völlig heteromorph werden können. Bei *H. laboratorium* bewegen sich die Unterschiede in bescheidenerem Rahmen. Darüber orientiert Tab. 2.

Tab. 2. Unterschiede der Geschlechter.

	Weibchen	Männchen
Körpergrösse in μ		
HUGHES: Totallänge	460 (400—510)	380 (330—440)
Breite	310 (260—390)	230 (170—250)
PERRON: Idiosomalänge	— (410—480)	— (270—300)
Breite	— (270—300)	— (200—250)
Körperform	eiförmig	annähernd fünfeckig
Lage der Ventralringe (Abb. 3 a, 4 a)	caudales Paar näher beisammen als craniales Paar	craniales Paar näher beisammen als caudales Paar
Bein IV (Abb. 3, 4)	lang, schlank, an der Lokomotion beteiligt	gedrungen, plump, werden passiv nachgeschleppt
Endkralle (Abb. 6)	zierlich sichelförmig	plump schwach gebogen
Geschlechtsverhältnis	4	1
Extremwert	20	1

Diese Tabelle bedarf noch folgender Erläuterungen: Das Bestimmen der Körpergrösse ist problematisch. Wählt man die grösste Länge als Mass, so entstehen dadurch Fehler, da einerseits die feinen, vordersten Spitzen des Gnathosomas oft schwierig zu sehen sind und anderseits die Mundgliedmassen, vor allem die Cheliceren, welche in der Regel am weitesten nach vorn ragen, in ganz verschiedenen Stellungen gehalten werden können. Richtiger ist es also, wenn man nur die Länge des Idiosomas, also ohne Berücksichtigung des 70—100 μ langen Gnathosomas misst. Dabei ist sowohl die vordere Grenzlinie (vorderster Punkt der Epimeren I) als auch die hintere (caudaler Körperpol) ohne weiteres zu finden. Die grosse Variationsbreite der so erhaltenen Werte beruht darauf, dass die Grösse des Idiosomas infolge der Dehnbarkeit der Cuticula mit dem Ernährungszustand und bei den Weibchen mit dem Graviditätsgrad variiert. Es wurden ausgewachsene, hungernde Weibchen mit nur 0,28—0,30 mm Idiosomalänge gemessen. Diese Tiere zeigten zudem eine ähnliche Trübung des Körperinhaltes wie Nymphen im Ruhestadium vor der Häutung (S. 127). Auf Hefemastfutter traten umgekehrt Riesenweibchen auf, die über $\frac{1}{2}$ mm Idiosomalänge aufwiesen. Bei diesen Tieren waren Speicherniere und vor allem der Fettkörper so stark entwickelt, dass von den anderen Organen nichts mehr zu sehen war. Die gleichen Variationen ergeben sich naturgemäss auch für die Breitenmessungen.

Ein Geschlechtsverhältnis von Männchen zu Weibchen von ungefähr 1:4 scheint das normale zu sein. Dieses Verhältnis tritt am häufigsten und vor allem in guten, nicht zu frischen Zuchten auf. Wie weiter unten gezeigt wird, entstehen die Männchen auf parthenogenetischem Wege (S. 112). Es ist daher verständlich, dass je nach den Ausgangsbedingungen einer Zucht ganz verschiedene Verhältniszahlen registriert werden können.

IV. FORTPFLANZUNG UND ONTOGENESE.

A. ZUCHTMETHODEN.

Die Grundlage sowohl für die deskriptive als auch für die experimentelle Untersuchung der Ontogenese bilden einwandfreie Zuchtmethoden. Aber gerade diese unumgängliche Voraussetzung ist bei *H. laboratorium* sehr schwierig, in manchen Fällen überhaupt kaum zu erfüllen. Das Prüfen der verschiedenen Zucht- und Desinfektionsmöglichkeiten hat denn auch einen grossen Teil der Arbeitszeit benötigt. Ausserdem mussten aus demselben Grunde die meisten Experimente mehrmals wiederholt werden, da die jeweils angesetzten Versuchsbedingungen, soweit sie den Futterboden betrafen, häufig nicht konstant gehalten werden konnten. Es mag daher berechtigt sein, etwas ausführlicher auf die verwendeten Methoden und die dabei erzielten Ergebnisse einzugehen.

1. Stammzuchten.

Das Halten von Dauerzuchten bietet keinerlei Schwierigkeiten, ist es doch eine der hervorstechendsten und unangenehmsten Eigenschaften dieser Milbe, einmal besiedelte Drosophilazuchten während längerer Zeit mit immer neuen Generationen zu überschwemmen.

Die Stämme werden in Standardschalen auf dem üblichen *Drosophila*-Standard-Futter (Agar 10 gr., Zucker 100 gr., Mais 200 gr., Wasser 1 ½ L., Hefe) gehalten. Solche Zuchten können während Wochen sich selbst überlassen werden. Am besten entwickeln sich die Milben, wenn auf demselben Futter zugleich *Drosophilae* gehalten werden. Die Larven verhindern durch ihre Wühlarbeit, dass sich auf der Oberfläche ein dicker Hefebelag bildet, in welchem die Milben kleben bleiben und ersticken.

2. Zuchtmedien für die Experimente.

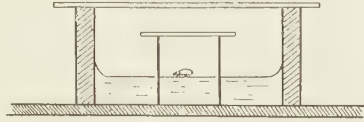
Wesentlich schwieriger gestalten sich die Zuchten, welche für Experimente verwendet werden, da sie nicht nur die Ernährung der Milben sichern müssen, sondern auch zahlreichen anderen Bedingungen genügen sollten.

a) Einzelzuchten.

Für die Untersuchung des Lebenszyklus werden die Tiere in Einzelzuchten gehalten. Bei der Wahl des Futterbodens muss berücksichtigt werden, dass sich die Milben vor dem Übergang in den Torpor, das Ruhestadium vor den Häutungen (S. 127), ins Futter einbohren und dass die Exuvien äusserst hinfällig und durchsichtig sind. Der Futterboden muss daher homogen und durchsichtig sein. Es wurde eine Mischung von 3—4 % Agar und 7—20 % Zucker mit einem Überzug von lebender Hefe verwendet. Die heiss filtrierte Agar-Zucker-Masse wird in die Zuchtgefässe gegossen, der erstarrte Futterboden mit einer stark verdünnten Hefeaufschwemmung überdeckt und das überschüssige Hefewasser abgesogen. Der regelmässige, dünne Hefeüberzug verzögert die Verpilzung. Starke Vermehrung der Hefezellen, Pilzbefall, Frassspuren und Austrocknungsrisse verändern das Futter nach zwei bis drei Tagen so stark, dass es nicht mehr den gestellten Bedingungen genügt und ersetzt werden muss.

Die Zuchtgefässe müssen folgende Forderungen erfüllen: 1) möglichst kleine Fläche für die Beobachtung, 2) ausbruchssicherer Verschluss. Aus der langen Reihe der ausprobierten Methoden (verschiedene Zuchtgefässe, chemische Abschreckungsmittel, hängender Tropfen, Kapillaren u.a.m.) hat sich einzig die folgende bewährt: Der Futterboden wird in einen Glas- oder Paraffinring eingegossen, der auf einem Objektträger aufgeklebt ist. In den erstarrten Nährboden wird als eigentliches Zuchtgefäss ein kleiner Ring aus Aluminiumfolie (2—3 mm hoch, 4 mm Durchmesser) gesteckt und mit einem vaselinierten Deckglassplitter gut verschlossen (Abb. 27). Auch der grosse Ring wird mit einem Deckglas zugedeckt. Diese Zuchtgefässe ermöglichen eine einwandfreie Beobachtung der Milben sowohl von oben als auch von unten ohne optische Verzerrungen.

Abb. 27. Schematische Darstellung eines Einzelzucht-Gefäßes.



b) Massenzuchten.

Für viele Versuche mussten pro Zuchtschale mehrere Hundert Tiere gehalten werden. Als Zuchtgefäße wurden verwendet: Glasringe auf Objektträgern, kleine Glasschalen (ca. 3 cm Durchmesser) und sogenannte Salznäpfchen oder Embryoschalen, welche durch vaselinierte Glasdeckel verschlossen werden. Der Sauerstoffverbrauch der Milben ist so gering, dass die Lüfterneuerung bei den täglichen Kontrollen völlig genügt.

Für die Durchführung von Experimenten, die den Einfluss von Aussenfaktoren auf die Entwicklung prüfen sollten, musste der Futterboden folgenden Bedingungen genügen: 1) vollwertiger Nährboden, 2) Konstanz der stofflichen Zusammensetzung, 3) Konstanz des pH-Wertes, 4) Geringe Anfälligkeit für Pilze und Bakterien, 5) Gute Sichtbarkeit der Milben auf dem Futtermedium. Der für die Einzelzuchten verwendete Nährboden entspricht diesen Bedingungen nicht: Die Gärung liefert soviel Säure, dass der Aciditätsgrad trotz Puffer nicht konstant gehalten werden kann. Als Puffer wurde ein Citronensäure-Phosphat-Puffer (nach McILVAIN) verwendet, der dem erkaltenden Agargemisch beigegeben wurde, sowie ein HCl—KCl-Puffer nach CLARK und LUBS und ein aus Oxalsäure, Borsäure, Borax und Soda zusammengesetztes Puffergemisch nach THIEL, SCHULZ und COCH (sämtliche cit. n. LEHMANN 1942).

Wegen ihrer stark vorgewölbten Ventralseite vermag sich *H. laboratorium* auf trockener, harter Unterlage nicht zu bewegen. Als Zuchtmedien kommen daher nur solche mit relativ weicher Oberfläche oder Flüssigkeiten in Betracht.

a) Agarböden.

Der Agar dient lediglich als Träger- und Bindesubstanz. Als Nährsubstrat wurde Bäckerhefe bzw. Trockenhefe oder Hefeextrakt verwendet. Hefeböden mit Zucker oder Mais als Zusatz, sowie Agarböden mit Bouillon als Futter wurden untersucht. Zur Bekämpfung der Pilz- und Bakterieninfektionen wurden die Böden bzw. die Milben mit folgenden Stoffen behandelt: Alkohol, Nipagin, Elkosin, Desogen, Chloramin, Sulfothiazol. Die damit erzielten Ergebnisse waren unbefriedigend. Insgesamt wurden 25 Nährböden in verschiedenen Konzentrationsvariationen auf ihre Eignung geprüft.

Für die praktische Durchführung der Versuche wurde folgender Nährboden verwendet, der sich durch seine einfache Herstellung und seine Homogenität auszeichnet und den oben gestellten Bedingungen am ehesten entspricht: Der Agar erhält lediglich einen Zusatz von 1—5 % aufgekochter Bäckerhefe. Spä-

ter kam anstelle des gewöhnlichen Agars als Bindesubstanz Davis-Agar zur Anwendung. Es hat sich gezeigt, dass die Infektion durch Pilzsporen hauptsächlich durch die eingesetzten Milben erfolgt. Eine Sterilisation der Nährböden ist daher zwecklos, eine Desinfektion der Tiere aber nur beschränkt möglich. Durch folgende einfache Methode kann die Pilz- und Bakterieninfektion auf ein Mindestmass reduziert werden: Die für die Experimente aus den Stammzuchten ausgewählten Tiere werden vorerst durch mehrmaliges Waschen von den grössten anhaftenden Futterpartikeln befreit und dann während mehreren Tagen in „Quarantaine“-Zuchten gehalten. Es besteht während dieser Zeit die Möglichkeit, dass wenigstens ein Teil der an den Gelenken haftenden Mikroorganismen abgestreift wird. Durch diese Behandlung werden die störenden Fäulnisprozesse des Futters verzögert, meist aber nicht in genügendem Masse. In diesem Fall wird ein Umsetzen auf frische Böden notwendig.

Für besondere Zwecke (Beschleunigung der Ontogenese, Weiterentwicklung der Deutonymphe, S. 144) wurde die Hefekonzentration auf 25—50 % erhöht („Mastfutter“). Die Vor- und Nachteile der übrigen Zuchtmedien sollen hier nicht erörtert werden.

β) Flüssigkeitszuchten.

Gestützt auf die Beobachtung, dass *H. laboratorium* ohne weiteres unter Wasser leben kann, wurden Zuchtversuche in flüssigen Medien unternommen, die aber alle unbefriedigend verliefen. Als Zuchtgefässe wurden Salznäpfchen verwendet.

Der glatte Glasboden der Gefässe bietet den Milben den für die Eiablage und den Häutungsvorgang notwendigen Halt nicht. Beigabe einzelner Baumwollfäden ist völlig ungenügend, Überzug des Bodens mit Papier unbefriedigend, da weisses Papier (Filtrierpapier) schlechte Sichtverhältnisse schafft, gefärbtes Papier für die Milben meist giftig wirkt und sich die Tiere häufig unter das Papier arbeiten.

Als Zuchtmedien kamen folgende Flüssigkeiten zur Anwendung: Wasser, verdünnte Pufferlösung, Zuckerwasser, Zuckerwasser mit lebender Hefe bzw. Trockenhefe, Pufferlösung mit Hefewasser. Wegen Entwicklungsstörungen, Vergiftung durch CO₂, Fäulnis und Verpilzung verliefen diese Versuche negativ.

Es wurden auch Kombinationen von Agarböden mit flüssigem Medium versucht, wobei die Unterlage, bestehend aus Drosophilafutter oder Agar und Trockenhefe, von Wasser bzw. verdünnter Elkosinlösung überdeckt wurde. Dadurch konnte die Verpilzung des Futters verhindert werden, dagegen wurde die Flüssigkeit durch Agarpartikel, die infolge der Fressstätigkeit der Milben losgelöst worden waren, getrübt und von einer Kahlhaut überzogen.

γ) Filtrierpapierböden.

Die Zucht auf feuchtem Filtrierpapier, sowie auf andern Papiersorten kommt für exakte Versuche nicht in Frage. Störend wirkt vor allem die Schwierigkeit, faulende Hefe und andere Verunreinigungen nicht entfernen zu können. Auch ist eine Kontrolle der im Filtrierpapier tatsächlich vorhandenen, für die Entwicklung der Milben bedeutungsvollen Hefekonzentration nicht möglich. Ausserdem bohren sich die Jugendstadien oft in das aufgeweichte Papier hinein, so dass sie der Kontrolle ebenfalls entzogen sind.

Weitere besondere Zuchtmethoden, die mit speziellen Versuchsanordnungen gekoppelt sind, werden bei der Besprechung der betreffenden Experimente angeführt.

3. Zuchttemperaturen.

Ausser den Zuchten, die der Untersuchung des Temperatureinflusses auf die Entwicklung dienten, sowie der Stammzuchten, welche der Zimmertemperatur ausgesetzt waren, wurden die Milben im Thermostaten bei 25° C gehalten, zum Teil auch bei 30—32°, wenn die Entwicklungsgeschwindigkeit aus irgend einem Grunde beschleunigt werden musste. Jene Temperatur wurde aus praktischen Gründen gewählt, weil die am Anfang zur Verfügung stehenden Thermostatenräume für die Drosophilazuchten auf der Standardtemperatur von 25° gehalten wurden. Erst nachdem für die Milbenversuche ein eigener Thermostat reserviert werden konnte, wurde es möglich, die für die Milbenentwicklung optimale Temperatur von 30—32° anzuwenden. Trotzdem wurde in der Regel die Temperatur von 25° beibehalten, um einen eventuellen Temperatureinfluss auszuschalten, der die Vergleichbarkeit der Versuchsergebnisse beeinträchtigt hätte.

4. Materialgewinnung und Versuchskontrolle.

Das Herausholen der „Futtermilben“ aus den Stammzuchten geschieht durch Auswaschen. Durch mehrmaliges Dekantieren der Aufschwemmung werden die grössten Verunreinigungen entfernt, hierauf die Milben mittels einer Pipette auf ein Filtrierpapierstreifen gebracht, von wo sie mit einem feuchten Pinsel auf den Versuchsboden übertragen werden.

Das Ansetzen von Versuchszuchten kann so geschehen, dass Adulti direkt in die Versuchsschale gesetzt und nach ungefähr einem Tag, wenn genügend Eier abgelegt worden sind, wieder entfernt werden. Das hat allerdings den in den meisten Fällen schwerwiegenden Nachteil, dass zwei wertvolle Tage verloren gehen, bis die Eier gelegt und die Larven ausgeschlüpft sind. Auch wird durch die Adulten der Boden frühzeitig zerfressen. d.h. die glatte, übersichtliche Oberfläche wird zerstört. Und schliesslich ist eine Kontrolle der Anzahl der zu Beginn des Versuches vorhandenen Eier unmöglich. Mit Vorteil werden deshalb für die Eiablage besondere Schalen verwendet, die entweder bereits den gleichen Boden wie die Versuchsschalen enthalten oder aber mit einem hefearmen Agarboden versehen sind, dessen Oberfläche länger sauber bleibt. Die Eier oder Larven werden dann in die definitiven Schalen umgesetzt.

Das Umsetzen der Versuchszuchten ist eine wesentlich zeitraubendere Angelegenheit, da kein einziges Tier verloren gehen darf und somit jede einzelne Milbe mit einer feinen Uhrmacherpinzette übertragen

werden muss. Es ist dies auch die einzige Möglichkeit, um von der Zahl der umgesetzten Milben ein genaues Bild zu erhalten. Ein Übertragen mit dem Pinsel kommt nur in den seltenen Fällen bei noch harter, glatter Futteroberfläche in Frage, wobei aber zugleich unverantwortlich viel des Pilz- und Bakterienbelages mitübertragen wird.

Für ein einwandfreies Auszählen der Experimente (S. 132) kommt nur das Entfernen der betreffenden Milben mit der Pinzette in Frage. Das ist deshalb notwendig, weil nie alle Tiere im gleichen Entwicklungsstadium stehen und somit ein nur einmaliges Auszählen der Schale unmöglich wird. Um einzelne Tiere nicht doppelt zu zählen und um das Auftreten einer zweiten Generation nach Möglichkeit zu verhindern, müssen die registrierten Tiere eben entfernt werden.

Schwieriger gestalten sich die gleichen Manipulationen mit den „*Drosophilamilben*“ wegen ihrer Kleinheit und vor allem wegen ihrer Behendigkeit. Eine Narkose dieser Tiere ist im Prinzip möglich, die praktische Durchführung zeitigt aber vor allem bei der Auszählung von Experimenten Unzulänglichkeiten, hauptsächlich deshalb, weil viele Individuen selbst auf geringe Dosen von Narkotika sehr empfindlich sind und sterben. Dagegen kann man sich die positive Phototaxis der „*Drosophilamilben*“ zunutze machen. In schräg von oben belichteten Schalen steigen die Milben an den Deckel, wo sie abgestreift bzw. gezählt werden können. Sollen „*Drosophilamilben*“, welche die Deutonymphen der „*Futtermilben*“ sind (S. 114), im gleichen Alter und in bekannter Anzahl zur Verfügung stehen, so kommt nur folgende, sehr zeitraubende Methode in Betracht, die zudem in der Regel nur beschränkte Mengen liefert: In speziellen Schalen lassen wir grosse Mengen von Larven sich entwickeln. Ein gewisser Teil davon liefert Deutonymphen (S. 130). Diese können im Torpor bereits als solche erkannt und mit der Pinzette in die Versuchsschale übertragen werden. Auch das Auszählen der Deutonymphen geschieht mit Vorteil, solange sie sich noch im Torpor befinden, was aber aus zeitlichen Gründen nicht immer möglich ist.

B. COPULA UND PARTHENOGENESE.

Der besondere Kopulationsporus der *Acaridiae* kann verschiedene Lage aufweisen. Bei den meisten Arten liegt er hinter dem After in der Gegend des caudalen Körperpoles, bei anderen ist er mehr oder weniger auf die Dorsalseite verschoben. Bei *H. laboratorium* ist das in extremer Weise der Fall (Abb. 20, 22). Die Kopulationsstellung ist durch diese Gegebenheiten bedingt. Das Männchen steigt von hinten auf den Rücken des Weibchens und reitet auf seinem grösseren Geschlechtspartner mit diesem gleichgerichtet. Das Weibchen lässt sich dadurch nicht stören, sondern geht weiterhin der Futtersuche nach. Wie lange die erfolgreiche Kopulation dauert, ist

ungewiss, da einerseits solche Reiterstellungen ganz verschieden lange andauern und anderseits nie gesagt werden kann, ob bei der eingenommenen Kopulationsstellung eine Begattung erfolgte. Die Kopulationsstellung kann bei Störungen jederzeit ohne Verzögerung gelöst werden. Das beruht darauf, dass keine besondere Haftenrichtungen vorhanden sind. Die Stellung wird lediglich durch die Klemmwirkung der Beine des Männchens gesichert. Diese werden dadurch in ihrer Wirkung unterstützt, dass die Bauchseite bei den Männchen flacher ausgebildet ist als bei den Weibchen, so dass ein besseres Anschmiegen möglich wird. Grosse Männchen vermögen die Weibchen von der Seite her mit den Beinen richtig zu umklammern, sodass auch ohne Haftvorrichtung eine feste Verbindung zustande kommt.

Viele Milbenarten weisen eine Besonderheit, eine Art Neotenie auf, indem an der Kopulation nicht das adulte Weibchen, sondern das vorhergehende Stadium, die Tritonymphe teilnimmt. Einige ältere Autoren (z.B. KRAMER 1891, MÉGNIN 1873) haben darum irrtümlicherweise ein „begattungsfähiges“ Weibchen und ein „eierlegendes“ oder „völlig reifes“ Weibchen unterschieden also angenommen, dass es sich bei der letzten Häutung weniger um eine Entwicklungshäutung als um eine solche des „erwachsenen“ Tieres handelt. Weder liegen bei den Tritonymphen „Adulti“ vor, welche ja fortpflanzungsfähige, also auch eierlegende Weibchen sein müssen, noch zeigen diese Milben echte Neotenie, bei welcher Jugendstadien alle Funktionen der Adulten übernommen haben. Es ist ein Zwischending, vielleicht eine Station auf dem Wege zur Neotenie.

Bei *H. laboratorium* wird ebenfalls bereits die Tritonymphe begattet. Die anatomische Grundlage — Kopulationsporus, Receptaculum seminis — ist vorhanden. Weibchen, die nur als Tritonymphe mit Männchen zusammengehalten werden, zeigen fast durchwegs, eben dann, wenn eine erfolgreiche Kopulation stattgefunden hat, den Erfolg der Befruchtung (s.u.). Daneben sind aber auch noch die adulten Weibchen begattungsfähig.

Häufig können Männchen beobachtet werden, die auf anderen Männchen die Kopulationsstellung eingenommen haben, selbst wenn, wie das die Regel ist, die Weibchen in grosser Überzahl vorhanden sind. Es können sich sogar Türme von drei, vier Männchen bilden. Es zeigt dies, dass für das Zustandekommen der Kopulationsstellung keine spezifisch sexuellen Reize notwendig sind, sondern höchstens indifferente Berührungsreize, die dann eintreten, wenn ein Männchen zufällig über ein anderes Individuum hinwegläuft und es mit seiner Bauchseite den anderen Körper wahrnimmt. Diese Annahme wird durch eine weiter Beobachtung gestützt. Männchen können noch so nahe an einem Weibchen vorbeiziehen, sie können es sogar streifen und realisieren trotzdem nicht die Anwesenheit eines Geschlechtspartners. Wenn also tatsächlich nur unspezifische taktile Reize auslösend wirken, dann müsste es mög-

lich sein, dass Männchen auch mit artfremden Individuen Kopulationsversuche unternehmen würden. In unseren Stammzuchten traten sporadisch andere Tyroglyphiden auf, nie aber konnte ein Männchen von *H. laboratorium* in Kopulationsstellung mit einer andersartigen Milbe gesehen werden. Meines Erachtens ist das aber kein Gegenbeweis, sondern eine Stütze für das oben Gesagte. Die fremden Tyroglyphiden unterscheiden sich nämlich für den Tastsinn sicher erheblich von *H. laboratorium*. Die Beborstung ist verschieden, möglicherweise ist auch die Beschaffenheit der Cuticula eine andere, in den meisten Fällen liegt auch ein merklicher Grössen- und Formunterschied vor usw. Das Fehlen von artspezifischen Geschlechtsreizen, die ja der Sicherung der Fortpflanzung zu dienen haben, ist bei *H. laboratorium* verständlich: Das Weibchen ist nicht darauf angewiesen, von einem Männchen gefunden zu werden. Es legt auch ohne Begattung entwicklungsfähige Eier ab, aus denen parthenogenetisch Männchen entstehen. Je grösser die Anzahl der Männchen wird, um so grösser wird die Wahrscheinlichkeit, dass es zu einer Kopulation und zur Abgabe von befruchteten Eiern kommt, die sich ausnahmslos zu Weibchen entwickeln. Das Vorhandensein dieser arrhenotoken Parthenogenese, bei der nur die Männchen, diese aber immer parthenogenetisch entstehen, gestattet also den Verzicht auf besondere, das Zustandekommen der Begattung sichernde sexuelle Reize.

C. EIGELEGE.

H. laboratorium ist ovipar. Ein Weibchen liefert durchschnittlich 120—150 Eier, gleichgültig, ob es sich dabei um befruchtete oder unbefruchtete Eier handelt. Es können aber auch weit mehr Eier abgelegt werden. Es wurden Zahlen über 200, einmal sogar 310 Eier festgestellt. Das hängt von der Lebensdauer der Tiere ab (S. 114). Viele Milben kommen, besonders in den kleinen Zuchtschalen, durch Unglücksfall frühzeitig um, sodass Eizahlen zwischen 200 und 300 nicht als seltene Extremfälle zu bezeichnen sind. Sicher spielt auch der Ernährungszustand der Milbe eine Rolle, denn gerade die oben erwähnten 310 Eier wurden im Laufe einer Woche abgelegt, während sich sonst die Ablage von rund 150 Eiern über ca. 14 Tage erstreckt.

Die Eier werden einzeln abgelegt. Die Milben ziehen für die Eiablage Stellen des Futterbodens, die kleine Unebenheiten, Löcher, Risse u. dgl. aufweisen, einer völlig glatten Unterlage vor. Wenn es die Konsistenz des Bodens erlaubt, werden die Eier immer etwas in diesen hinein gedrückt. Auf Glas werden die Eier durch eine gallertige Masse festgeklebt, die offenbar ein Sekret des Eileiters darstellt.

Die Eier haben die Form eines Ellipsoides und besitzen eine glatte, irisierende Schale, welche etwas dehnbar ist. Dadurch wird ein beschränktes

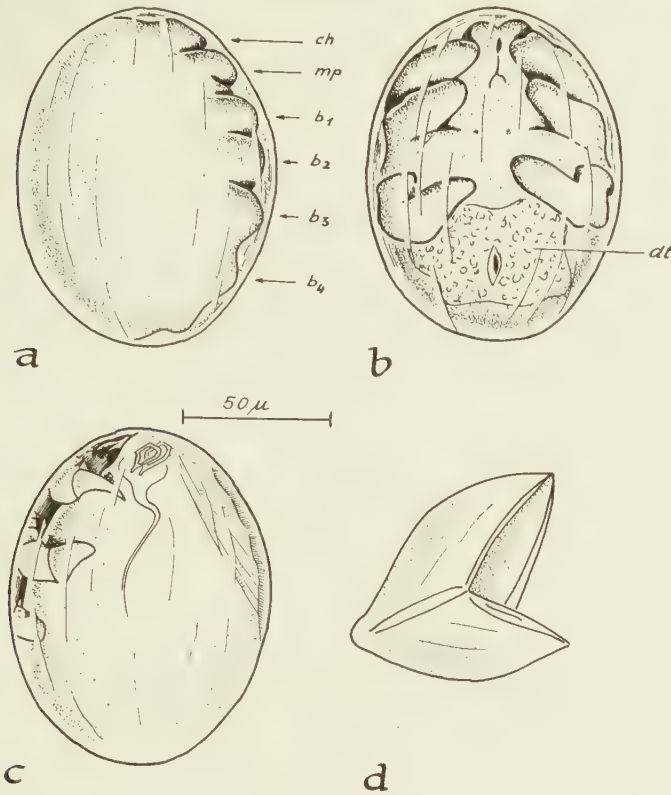


Abb. 28. Embryonalentwicklung. a) Junger Embryo mit Extremitätenanlagen. Seitenansicht. *ch* Chelicere, *mp* Maxillipalpus (Pedipalpus), *b₁₋₄* Bein I—IV. b) Embryo nach Rückbildung des IV. Beinpaares. Extremitäten noch ungegliedert. Ventralansicht. *dt* Dotter. c) Schlüpfreife Larve. Seitenansicht. Beachte die feine Behaarung und den Verlauf des Oesophagus! d) gesprengte Eihülle.

Wachstum des Embryos innerhalb der Eischale möglich. Eier im Furchungsstadium weisen eine Länge von $100\ \mu$ und eine Breite von $78\ \mu$ auf, solche mit weit entwickelten Embryonen sind meist etwas grösser und können Masse von $126\ \mu$ Länge und $98\ \mu$ Breite erreichen. Die abgelegten Eier enthalten bereits wohlausgebildete, aber verschieden alte Embryonen (Abb. 28 b, c). Schon hier beginnt sich die starke Variabilität, welche die ganze Ontogenese charakterisiert, bemerkbar zu machen.

D. EMBRYONALENTWICKLUNG.

Die Furchung der centrolezithalen Eier sowie die Embryonalentwicklung wurde nicht untersucht. Trotzdem möchte ich hier eine diesbezügliche Beobachtung erwähnen, die zwar nicht prinzipiell Neues, wohl aber eine Bestätigung eines für alle Acariden postulierten Verhaltens bringt.

Die aus dem Ei schlüpfende Larve besitzt nur drei Beinpaare, also ein Paar weniger

als alle übrigen Stadien. Bei allen anderen Arachnoideen zeigt bereits das erste Jugendstadium sämtlich Beine. Verschiedene Autoren sahen darin einen Grund, die *Acari* völlig aus dem Verbande der Spinnentiere herauszulösen. Bald konnte aber an verschiedenen Milben gezeigt werden (SICHER 1891, SUPINO 1895), dass die Sechsfüssigkeit der Larven einen sekundären Zustand repräsentiert. Infolge bestimmter Umlagerungsbewegungen des Embryos kommt es nachträglich zu einer Druckeinwirkung auf die letzte Beinanlage, was zu einer Hemmung und Rückbildung dieser Anlage führt. Erst bei der Häutung zur Protonymphe vermag die Beinanlage wieder auszuwaschen (REUTER 1909). Die Abb. 28a zeigt das entsprechende Verhalten bei *H. laboratorium*.

Durch den Schlüpfakt geht die embryonale in die postembryonale Entwicklung über. Die Eihülle springt offenbar an prädestinierten Stellen auf, denn es entsteht immer dasselbe, in Abb. 28d dargestellte Bild der leeren Eihülle. Im Laufe einer halben bis einer Minute arbeitet sich die Larve aus der Hülle heraus.

E. POSTEMBRYONALE ENTWICKLUNG.

1. Stadienfolge und Entwicklungszeit (Abb. 29).

Die postembryonale Entwicklung von *H. laboratorium* weist vier obligate, durch je eine Häutung getrennte Stadien auf. Es sind das die sechsbeinige Larve, zwei achtbeinige Nymphen und der Adultus. Sie sind von weisslicher Farbe und stimmen, abgesehen von der Grösse und von der Extremitätenzahl der Larve mit derjenigen Form überein, die wir ursprünglich als „Futtermilbe“ kennen gelernt haben; sie sind also gleichgestaltet oder homoiomorph. Die erste Nymphe ist anfänglich gleich gross, häufig sogar etwas kleiner als die Larve. Das hat seine Ursache darin, dass das für die Ausbildung des vierten Beinpaars benötigte Material von der übrigen Körpersubstanz abgezogen werden muss. Die adulten Tiere zeigen keinen Cuticulawechsel mehr.

Von einer gewissen Anzahl der Individuen, in der Regel aber nicht von allen, wird noch ein weiteres Stadium durchlaufen, das in Gestalt, Färbung und Lebensweise von den anderen abweicht; es ist also andersgestaltet oder heteromorph. Dieses Stadium haben wir am Anfang als „Drosophilamilbe“ eingeführt. Wenn sie ausgebildet wird, tritt sie immer zwischen den beiden homoiomorphen Nymphen auf, so dass sie als zweite Nymphe, als Deutonymphe und die anschliessende homoiomorphe Nymphe als Tritonymphe bezeichnet werden muss. Drei Nymphenstadien bilden — das gilt auch für die Milben im allgemeinen — den ursprünglichen, vollständigen Entwicklungsgang, der bei *H. laboratorium* von vielen Individuen durch Verlust des mittleren Stadiums abgekürzt wird.

Die Deutonymphe ist durchwegs kleiner als die Protonymphe, aus der sie her-

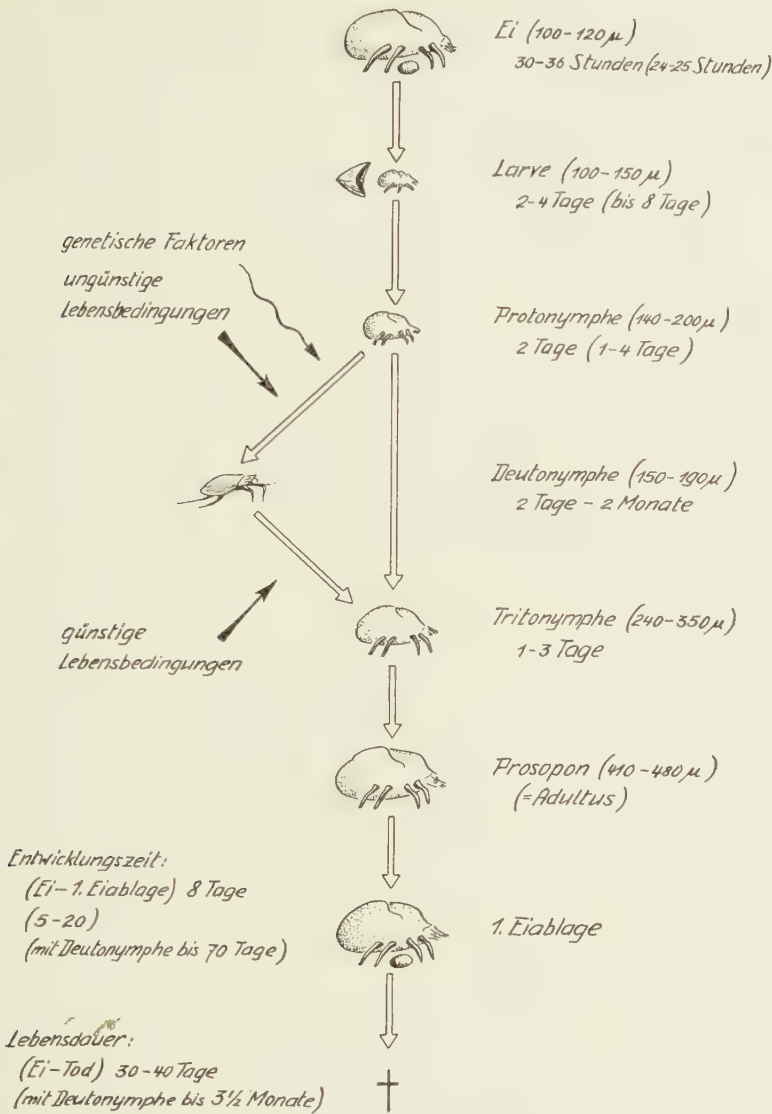


Abb. 29. Entwicklungsgang von *H. laboratorium*. Die Dauer der einzelnen Entwicklungsstadien schwankt stark (Extremwerte in Klammern).

vorgegangen ist (S. 129). Sie kann bereits am folgenden Tag die nächste Häutung einleiten, bleibt aber auch über längere Zeit am Leben und entwicklungsfähig. Es wurden Deutonymphen über zwei Monate gehalten, doch braucht dieser Zeitraum noch nicht mit der maximalen Dauer dieses Stadiums identisch zu sein. Wahrscheinlich vermögen verschiedene Individuen noch länger auszuhalten. HANNA SCHULZE (1924) vermochte Deutonymphen von *Caloglyphus*

mycophagus sieben Monate am Leben zu erhalten und den unbeweglichen Hypopus II (S. 130) von *Tyroglyphus farinae* über neun Monate. Die ebenfalls immobile Deutonymphe von *Glycyphagus spinipes* überdauert bis zwei Jahre.

Die verschiedenen Entwicklungsstadien haben verschiedene Aufgaben zu erfüllen. Die Larve sowie die homoiomorphen Nymphen synthetisieren die für den Aufbau der Organe, vor allem des Genitalsystemes notwendigen Stoffe; sie fressen. Die heteromorphe Deutonymphe dient der Artverbreitung. Sie ist dazu sehr geeignet (S. 118), da sie vom Nährsubstrat unabhängig und zur aktiven und passiven Lokomotion besonders befähigt ist und eine enorme Widerstandsfähigkeit gegen Trockenheit, Temperatur, mechanische und chemische Einflüsse verschiedenster Art, ultraviolette Strahlen u.a.m. besitzt. Man könnte sie mit den Dauerformen anderer Tiere vergleichen, ein Vergleich, der vor allem bei extrem heteromorphen, cystenförmigen, unbeweglichen Deutonymphen, z.B. von *Glycyphagus domesticus* eine gewisse Berechtigung hat. Die Aufgabe der Adulten ist Artvermehrung.

Die in der Abb. 29 beigefügten Grössenangaben zeigen, dass die Körpergrösse stark variiert. Das liegt daran, dass infolge der Dehnbarkeit der Cuticula während den einzelnen Stadien (ausgenommen das Deutonymphenstadium) ein Grössenwachstum möglich ist (S. 87). Es kommt also nicht, wie das z.B. bei Insektenlarven der Fall ist, zu einer sprunghaften Vergrösserung bei den Häutungen, sondern zu einem mehr oder weniger kontinuierlichen Wachstum. Es ist daher nicht möglich, auf Grund einer Grössenbestimmung die Zuordnung zu einem bestimmten Stadium vorzunehmen. Da sich die Nymphen auch nicht durch gut erkennbare, äussere Merkmale unterscheiden, ist eine sichere Stadienbestimmung nur auf Grund einer genauen Entwicklungskontrolle des Einzeltieres möglich.

In der Abb. 29 ist die Dauer der einzelnen Stadien angegeben, wobei der Torpor (S. 128) einbezogen ist. Die Zahlen geben die bei 25° C üblichen Werte an, während die unter normalen Zuchtbedingungen auftretenden Extremwerte in Klammer gesetzt sind. Das Charakteristische dieser Zeiten ist ihre grosse und unkontrollierbare Schwankung, die nicht nur auf verschiedenen Kulturbedingungen beruht. Individuen aus demselben Stundengelege derselben Milbe, die in der gleichen kleinen Schale auf homogenem Futterboden, also unter denselben Bedingungen gehalten werden, weisen in der Entwicklung zum Teil enorme Differenzen auf. Es kann vorkommen, dass die einen Milben bereits zur Eiablage schreiten, während ihre Geschwister noch auf dem Nymphen- oder sogar Larvenstadium stehen. Diese Inkonstanz stellt für die Durchführung von Experimenten, welche die Entwicklung betreffen, ein grosses Hindernis dar.

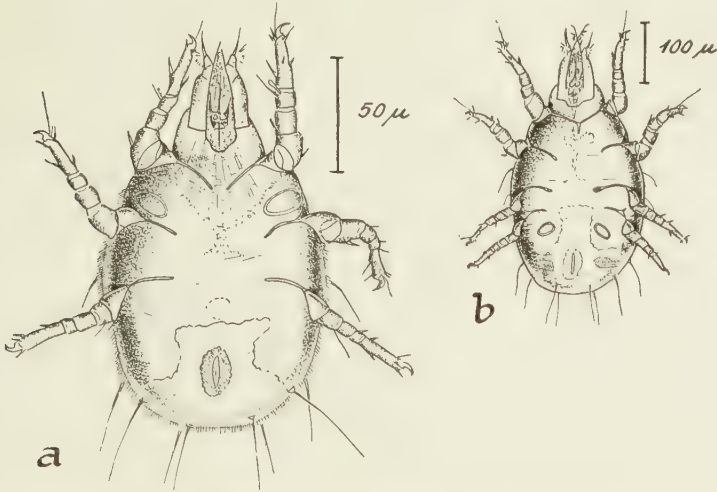


Abb. 30. a) Larve, b) Protonymph. Ventralansichten.

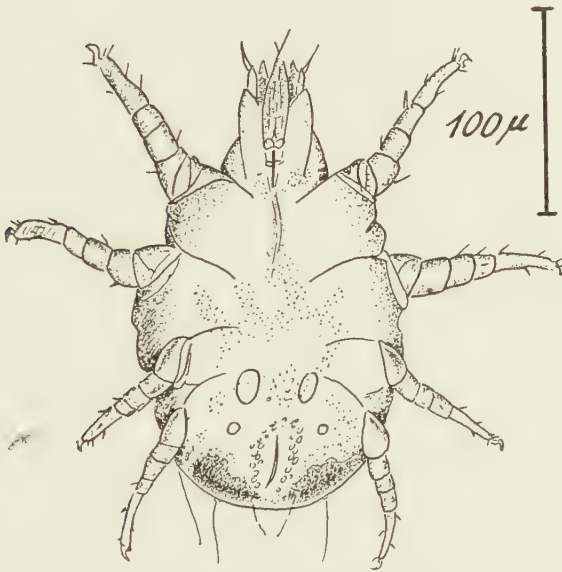


Abb. 31. Tritonymph, Ventralansicht. Dieses Individuum ist aus einer Deutonymph hervorgegangen und zeigt deshalb noch eine geringere Körpergrösse als die Photonymph der Abb. 30 b (s. S. 129.)

Die Ontogenese von *H. laboratorium* lässt viele Fragen offen. Zwei davon wurden näher untersucht, nämlich der Fragenkomplex der Parthenogenese (S. 129) und die Frage nach den Ursachen des Entwicklungsganges mit alternativer Reaktionsnorm (S. 130).

2. Die heteromorphe Deutonymphe.

Die Deutonymphe zeigt den gleichen prinzipiellen Aufbau wie die übrigen Stadien (S. 75 ff.). Der Heteromorphismus kommt lediglich durch mehr oder weniger starke Abwandlungen und Spezialisierungen des Bauplanes zustande. Diese Besonderheiten sollen hier besprochen werden.

a) *Morphologie* (Abb. 1a; 32).

Die Körperlänge wird von HUGHES (1950) im Durchschnitt mit $180\ \mu$ ($160\text{--}200\ \mu$) angegeben, was mit unseren Messungen übereinstimmt. Die durchschnittliche Breite beträgt $140\ \mu$ und variiert von 120 bis $160\ \mu$.

Der Körper der Deutonymphe ist schildförmig, die Dorsalseite konvex gebogen, während die Ventralseite eine leichte Konkavität aufweist, die hauptsächlich dadurch zustande kommt, dass die Seitenränder etwas nach unten ausgezogen sind (Abb. 1a). Das ganze Tier ist stark gepanzert und weist eine bräunliche Färbung auf. Die Panzerung der Rückenseite besteht aus zwei durch eine Querfurche getrennte, schildförmige Platten; die grössere überdeckt das Hysterosoma und weist feine, in Längsreihen angeordnete Einbuchtungen auf, die kleinere liegt über dem Propodosoma. Die Verbindung zum einheitlichen Bauchschild wird durch ein schmales Stückchen dehnbarer, dünner Cuticula hergestellt, wie das auch zwischen den beiden Rückenschildern der Fall ist. Diese hellen, wenig chitinierten Streifen werden besonders deutlich, wenn die toten Milben aufquellen, bis sie fast kugelförmig werden (Abb. 35). Die Apodemen sind sehr stark entwickelt. Durch die Vereinigung von Apodemen kommt es in der Medianlinie zur Ausbildung eines starken cranialen Sternums und eines caudalen Ventrums (S. 87).

Die Anordnung der Körperhaare entspricht im Typus derjenigen der Adulti (s. HUGHES 1950), nur sind die Borsten sehr kurz, fast dörnchenförmig.

Das Gnathosoma ist rudimentär, zeigt gar keine Gliederung in irgend welche abgrenzbare Mundgliedmassen, sondern stellt lediglich eine zylindrische Vorwölbung dar, die in zwei stumpfe Kegel ausläuft, die ihrerseits je eine lange, dünne Borste tragen (S. 123).

Die Beine sind lang ausgezogen. Ihre Gliederung ist nur bei den Beinen I und II deutlich, während bei den Beinen III und IV die Gliedergrenzen verwischt werden. Femur und Patella aller Beine sind gegeneinander aktiv und wahrscheinlich auch passiv nicht mehr beweglich, dürften also nicht mehr als echte Glieder bezeichnet werden (S. 81). Die Tarsen I—III tragen eine unpaare Krallen. Es sind das, vor allem I und II, die eigentlichen Schreitextremitäten; das letzte Beinpaar wird nur nachgeschleppt. Es ist aber trotzdem noch aktiv beweglich und wird in Ruhelage häufig unter den Bauch nach vorn ge-

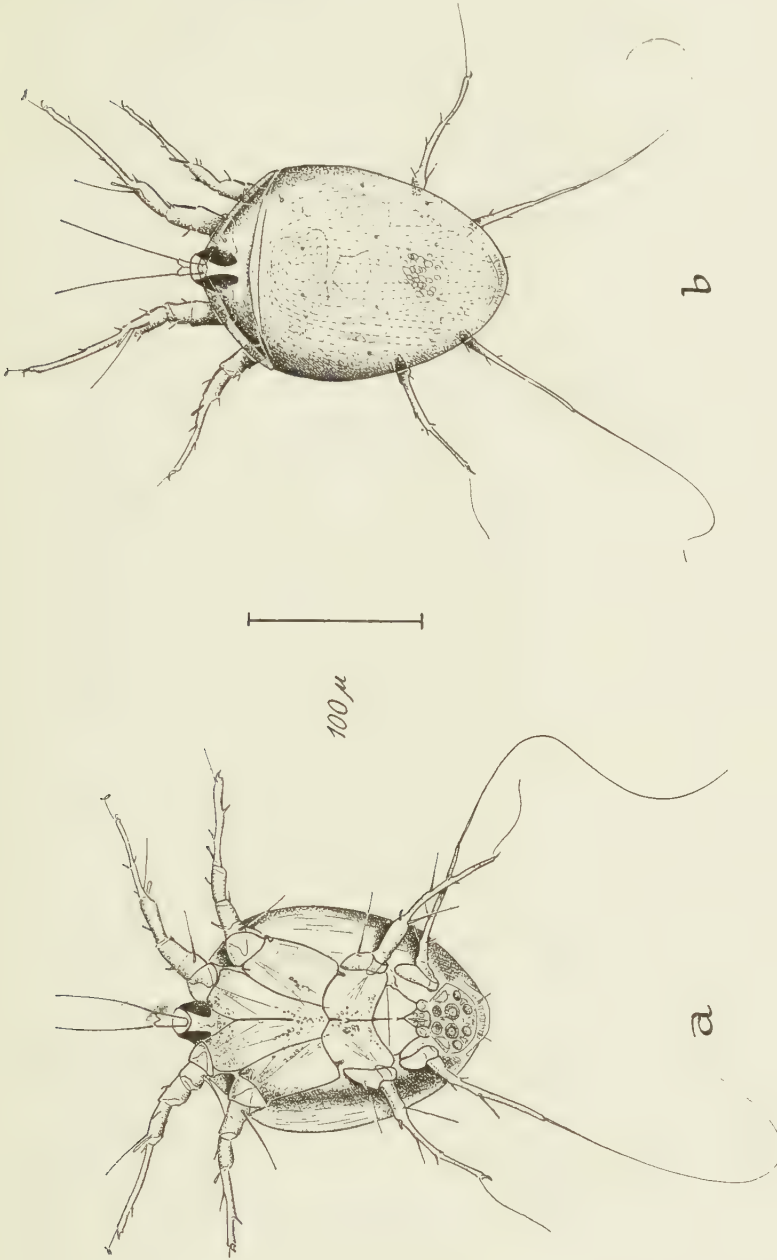


Abb. 32. Deutonymphie. a) Ventralansicht, b) Dorsalansicht.

klappt. Ausser der Kralle trägt der Tarsus distal ein Haargebilde, das bei den einzelnen Beinen eine verschiedene Ausbildung zeigt. Beim Tarsus I ist die Borste am Ende in Form eines Golfschlägers blattartig verbreitert (Abb. 33). Am Tarsus II liegt eine mittellange, schlanke Borste vor, der am Bein III ein

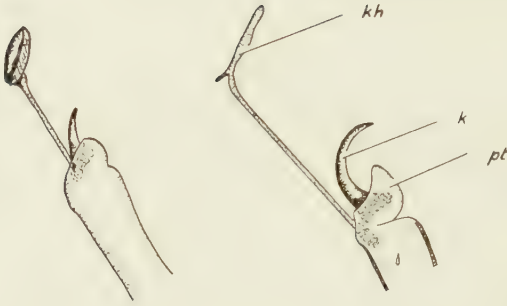


Abb. 33. Distales Ende des Tarsus I der Deutonymphe mit Kralle (*k*), Kleghaar (*kh*) und Praetarsus (*pt*).

längeres, schlankes und biegsames Haar entspricht. Der krallenlose Tarsus IV läuft in einen sehr langen, sich verjüngenden Endfaden aus. Hier allerdings ist es fraglich, ob es sich um eines den erwähnten Borsten entsprechenden Gebilde handelt. Ähnliche Strukturen bei anderen *Acaridiae*, z.B. *Fusohericia incredibilis*, sind weniger stark ausgezogen und besitzen am Ende eine kleine, aber deutlich erkennbare Kralle und müssen daher als Praetarsus bezeichnet werden (S. 81). Es scheint mir daher wahrscheinlicher, dass es sich bei dem langen, krallenlosen Endfaden bei *H. laboratorium* um einen extrem ausgebildeten Praetarsus handelt, der an den anderen Beinen wie bei den Adulten manschettenförmig ausgebildet ist (Abb. 33).

b) Anatomie.

a) Haftmechanismen.

Die Deutonymphen heften sich an die Drosophilafliegen fest. Zu diesem Zwecke sind sie mit „Kleghaaren“ und Saugnäpfen ausgerüstet.

Als „Kleghaar“ funktioniert der lange Endfaden am Tarsus IV. Er erhöht die Adhäsion zwischen Milbe und Chitinpanzer der Fliege. Ob diese Adhäsion nur auf der Kapillarität bzw. auf der Klebwirkung von Nährsubstratresten, die am Faden hängen, beruht, oder ob noch zusätzlich ein Klebsekret ausgeschieden wird, steht nicht fest. Ähnlich wirkt auch das Haar am Tarsus III. HUGHES (1950) kann nicht entscheiden, ob die blattförmig verbreiterte Borste am Tarsus I als Haft- oder als Sinnesorgan anzusprechen sei. Bei den heteromorphen Deutonymphen anderer *Acaridiae*-Arten treten gleiche Haare in grösserer Zahl und auch an den anderen Beinen auf und dienen dort offensichtlich dazu, das Ausgleiten auf glatten Cuticulaflächen zu verhindern. Das gleiche Haargebilde bei *H. laboratorium* darf daher als Kleghaar bezeichnet werden.

Besonders wirksame Haftorgane sind die Saugnäpfe, die bei *H. laboratorium* zu einer Haftnapfplatte vereinigt sind. Diese nimmt den grössten Teil der Unterseite des kurzen Opisthosomas ein (Abb. 32 a). Am auffälligsten und grössten ist das in der Abb. 34 mit (*n₁*) bezeichnete Haftnapfpaar.

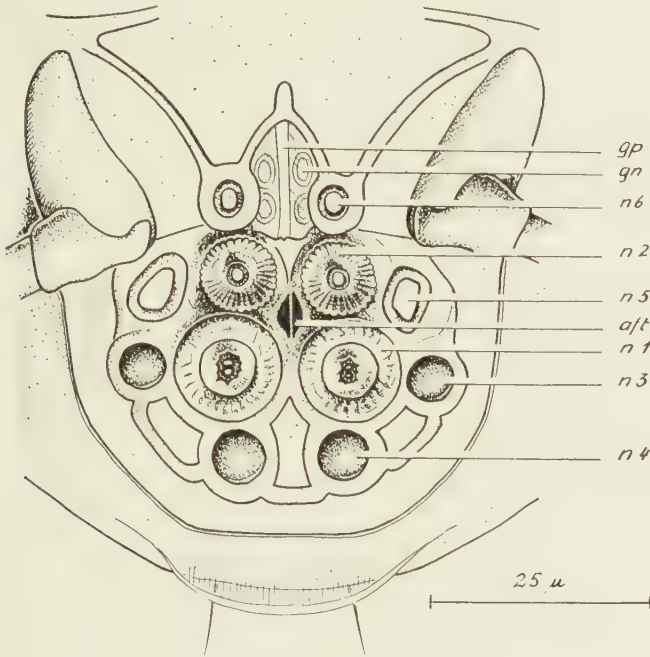


Abb. 34. Haftnapfplatte der Deutonymphe. *a* After, *gp* Geschlechtsporus, *gn* Genitaltaster, *n₁* Hauptsaugnapf, *n₂* vorstreckbarer Saugnapf, *n₃₋₅* kleine seitliche und hintere Saugnapfe, *n₅* rudimentärer Saugnapf, *n₆* vorderster Saugnapf.

Seine Saugnapfe besitzen je einen kräftigen Ringwulst, dessen Zentrum von einer kegelförmigen Vorwölbung eingenommen wird (Abb. 35 b). Es scheinen dies die kräftigsten Näpfe zu sein, die beim angehefteten Tier die Hauptarbeit leisten werden. Cranial vor diesen liegen zwei mittelgrosse, radiär gestreifte Saugnapfe (*n₂*), die im Gegensatz zu den ersteren, die nur sehr wenig vorgestreckt werden können, weit (15μ) vom Körper abgehoben und sogar etwas bewegt werden können (Abb. 35 a). In der Ruhelage liegen sie ebenfalls dicht dem Körper an. Die Vorstülpung erfolgt wahrscheinlich nach dem Turgorprinzip, denn bei Deutonymphen, die aufquellen, werden diese Haftnapfe maximal eregiert. Sie stellen den ersten Kontakt mit der Fliege her, worauf sie durch Einziehen den Körper so nahe an die Oberfläche der Fliege heranpressen, dass auch die anderen Saugnapfe in Aktion treten können. Neben und hinter dem grossen Napfpaar (*n₁*) befinden sich vier kleine Saugnapfe (*n₃*) und (*n₄*). Sie zeigen nicht mehr das typische Aussehen von Haftorganen, wie das bei anderen *Acaridiae* noch der Fall ist, so dass angenommen werden kann, dass sie nur noch von untergeordneter Bedeutung, eventuell sogar funktionsunfähig sind. Vergleichende Untersuchungen zeigen nämlich, dass bei stärkerer Ausbildung der beiden grösseren Napfpaare (*n₁*) und (*n₂*) die übrigen entsprechend rückgebildet werden. Zu diesen rückgebildeten Näpfen

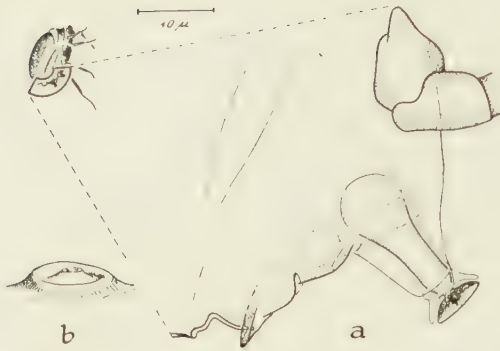


Abb. 35. Haftnöpfe in Seitenansicht.
a) n_2 , b) n_1 (vgl. Abb. 34).

gehören auch die beiden lateral der Saugnäpfe (n_2) gelegenen Ringstrukturen (n_5). Sie zeigen wohl noch eine radiäre Streifung, gleichen sonst aber in nichts funktionierenden Saugeinrichtungen. Als Saugnäpfe überhaupt nicht mehr erkennbar sind die hinten zwischen (n_3) und (n_4) gelegenen, hellen Areale. Diese sollen nach GRANDJEAN (cit.n. VITZTHUM 1940/43) ebenfalls ehemalige Saugorgane darstellen. Die vor der Haftnapfplatte liegende, rudimentäre Genitalspalte (gp) wird von zwei weiteren, kleinen Haftnäpfen (n_6) flankiert. Es steht fest, dass dieses letzte Haftnapfpaar, sowie die mit (n_3) und (n_4) bezeichneten umgewandelte Haare sind. Einerseits geht das aus vergleichend-morphologischen Untersuchungen hervor, anderseits konnte nachgewiesen werden, dass sie auch Actinochitin (S. 89) enthalten, was für bestimmte Haar-typen charakteristisch ist (GRANDJEAN, cit. VITZTHUM 1940/43). Die Adulti von *H. laboratorium* besitzen auf dem Hysterosoma 26 wohl ausgebildete Borsten. Die Deutonymphe weist nur 22 kümmerliche Haare auf (s. HUGHES 1950). Es fehlen die vier hintersten Haare, welche in die vier caudalen Saugnäpfe (n_3) und (n_4) umgewandelt worden sind.

β) Übrige Organe.

Über das Verhalten der Eingeweide bei der Deutonymphe von *H. laboratorium* kann nicht viel ausgesagt werden, da keine Schnitte angefertigt wurden. Es konnte lediglich bestätigt werden, dass wie bei den verwandten Formen eine mehr oder weniger weitgehende Rückbildung verschiedener Organsysteme vorliegt.

Von der Muskulatur ist diejenige der Extremitäten gut ausgebildet, während die auf den Körper beschränkten Muskelzüge z.B. dorsoventrale Muskeln weitgehend rudimentär sind.

Das Darmsystem ist am stärksten reduziert. Wir haben schon gesehen, dass das Gnathosoma sehr vereinfacht ausgebildet ist. Es zeigt ausserdem keine Mundöffnung. Die übrigen Teile scheinen, soweit sie nicht ganz fehlen, als mehr oder weniger kompakte Zellhaufen ohne deutliches Lumen ausgebildet zu sein. Einzig der Enddarm hat wenigstens in

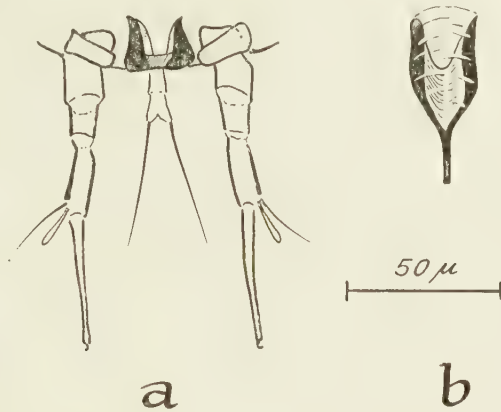


Abb. 36. Pigmentrinne der Deutonymphe. a) Ansicht von vorn; Beine und Gnathosoma sind nach unten gerichtet, b) Ansicht von dorsal.

seinem letzten Abschnitt eine Lichtung, welche in der sehr kleinen, inmitten der Haftnapfplatte gelegenen Afterspalte (Abb. 34) mündet.

Das Nervensystem soll völlig normal sein. Auch das Genitalsystem wird von der Reduktion nicht erfasst sondern bleibt auf dem Stadium der Protonymphe stehen. Der auf der Ventralseite vor der Haftnapfplatte befindliche Genitalspalt verläuft sowohl bei den zukünftigen Männchen als auch bei den zukünftigen Weibchen (die übrigens auf dem Deutonymphenstadium äusserlich nicht unterscheidbar sind) in sagittaler Richtung. Auf den seitlichen Genitalklappen sitzen zwei Paar Genitaltaster (Abb. 34 gn), die den homoiomorphen Stadien fehlen (S. 90; 103).

Ihrer lebhaften Lebensweise entsprechend sind die Sinnesorgane zum Teil besser ausgebildet als bei den Erwachsenen. Am auffallendsten demonstriert sich der Lichtsinn. Die Deutonymphen zeigen ausgesprochene positive Phototaxis. Es muss also ein Richtungssehen vorliegen. Eigentliche Augen sind aber nicht ausgebildet, wie das z.B. bei *Tyroglyphopsis ocellata* Vitzthum der Fall ist. Ausser dem lichtempfindlichen Teil, der wahrscheinlich mit dem „Gehirn“ identisch ist, existiert eine schwarz pigmentierte, abschirmende Hilfseinrichtung. Diese stellt eine mit den Epimeren I in Verbindung stehende Cuticularrinne oder -röhre dar, deren Ventralseite mässig, deren lateralen Wände aber sehr stark verdickt und pigmentiert sind (Abb. 36), während die dorsale Bedeckung dünn und durchsichtig ist und vielleicht mit der Rückencuticula zusammenfällt. Der lichtperzipierende Anteil muss in dieser Rinne liegen und wird nur von cranio-dorsal durch das Licht ungehindert getroffen; von caudo-dorsal eintreffende Lichtstrahlen sind weniger wirkungsvoll, da sie noch den Rückenschild durchdringen müssen (Abb. 32 a).

Als Tastsolenidien (S. 89) werden die beiden Fäden, in welche das Gnathosoma ausläuft, sowie die lange Borste auf der Tibia I (Abb. 37 ts) angesprochen. Diese ist sowohl beim Marschieren als auch in der Ruhelage

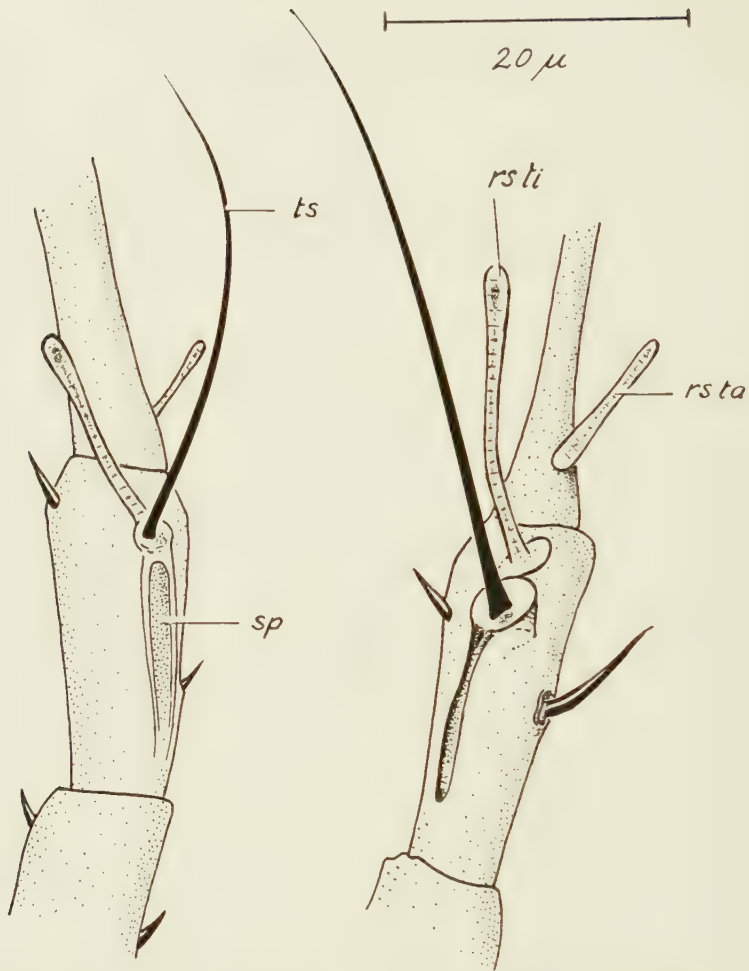


Abb. 37. Sinnesorgane am Bein I der Deutonymphe. *rs ti* Riechsolenidium der Tibia, *rs ta* Riechsolenidium des Tarsus, *sp* Spaltorgan, *ts* Tastsolenidium.

immer weit nach vorn gerichtet, während die Fäden des nach unten geklappten Gnathosomas auf dem Untergrund schleifen (S. 146).

Dicht neben der langen Tastborste befindet sich auf der Tibia I ein als Riechzapfen umgebildetes Solenidium. Ein ähnlicher Zapfen befindet sich am proximalen Ende des Tarsus II. An der entsprechenden Stelle des Tarsus I steht ein noch kleineres, gleichgestaltetes Gebilde (Abb. 37 *rs ta*). Schon lange wurde vermutet, dass es sich bei diesen Zapfen der Tyroglyphiden um Geruchsorgane handle. HALLER fand dann 1880 bei einer Trombidiumart ähnliche Zapfen und 1881 bei Zecken entsprechende, allerdings andersgestaltete Gebilde, die er als Otocysten, Gehörorgane ansprach. HINDLE und MERRIMAN (1912/13) und nach ihnen TOTZE (1933) konnten aber experimentell zeigen, dass

es sich bei dem „Haller'schen Organ“ auf dem Tarsus I der Zecken um ein Geruchsorgan handelt und dass ausser diesem keine weiteren Geruchsrezeptoren vorhanden sind. Bei den *Rhagidiidae* (*Trombidiformes*) kommen homologe Organe in etwas anderer, im Prinzip aber gleicher Ausführung vor, die zudem noch auf Tarsus II zu finden sind. An den homologen Stellen treten nun bei den Tyroglyphiden die erwähnten Zapfen oder Kolben auf. Auf Grund dieser Homologien und der Befunde von HINDLE und MERRIMAN wird angenommen, dass diese Gebilde Riechkolben sind. Es soll nicht überraschen, dass dasselbe Organ in den einen Fällen grubenförmig (Zecken, *Rhagidiidae*), in den anderen Fällen als Kolben ausgebildet ist, denn die Haargebilde der Milben sind zu den extremsten Umformungen fähig, wie wir schon bei den Saugnäpfen gesehen haben. Der grosse Riechkolben auf Tibia I befindet sich nicht an einer der erwähnten homologen Stellen (Tarsus I bzw. II). Sein Aufbau (S. 89) ist aber genau der gleiche wie derjenige der anderen Kolben, so dass er ohne weiteres mit diesen gleichgesetzt werden kann.

Im Anschluss an die beiden grossen, verschieden gestalteten Solenidien der Tibia I befindet sich ein längs gerichteter Spalt (Abb. 37 *sp*). Solche Spaltorgane gibt es bei vielen Milben teils am Körper, teils an den Gliedmassen. Bei den *Acaridiae* treten sie nur an der Tibia I und seltener zugleich noch auf Tibia II auf. Bei *H. laboratorium* besitzt nur die Deutonymphe auf der Tibia I das erwähnte Spaltorgan, während die homoiomorphen Stadien eines solchen entbehren. *Notostigmata* und *Mesostigmata* (*Parasitiformes*) haben an den Cheliceren in der Gegend des Ansatzes der beiden Digiti ebenfalls Spaltorgane. Ob die in Abb. 8a dargestellte Struktur (*sp*) eine entsprechende Einrichtung ist, kann ich nicht entscheiden. Wenn es stimmt, dass das kleine Anhängsel den rudimentären Digitus mobilis repräsentiert (S. 84), dann würde jedenfalls die Lage jener Struktur derjenigen der Spaltorgane der erwähnten Milbengruppen entsprechen. Über die Funktion der Spaltorgane ist nichts bekannt; sie werden als Sinnesorgane aufgefasst, könnten aber nach VITZTHUM (1940/43) ebensogut Drüsen sein.

c) Lebensweise.

Die Deutonymphen von *H. laboratorium* klammern sich mit ihren Haftvorrichtungen an Drosophilafliegen fest. Da sie keine Nahrung aufzunehmen vermögen (Fehlen des Mundes, Reduktion des Darmes), kann es sich nicht um Parasitismus handeln. Dass tatsächlich keine Nahrungsaufnahme stattfindet, kann auch durch Verabreichen von gefärbtem Futter gezeigt werden: die homoiomorphen Stadien werden angefärbt, die Deutonymphen aber nicht. Entwickeln sich Deutonymphen aus vitalgefärbten Protonymphen, so erscheint ihr ganzer Fettkörper ebenfalls gefärbt (Abb. 40). Die Anheftung an die Fliegen ist vorüber-

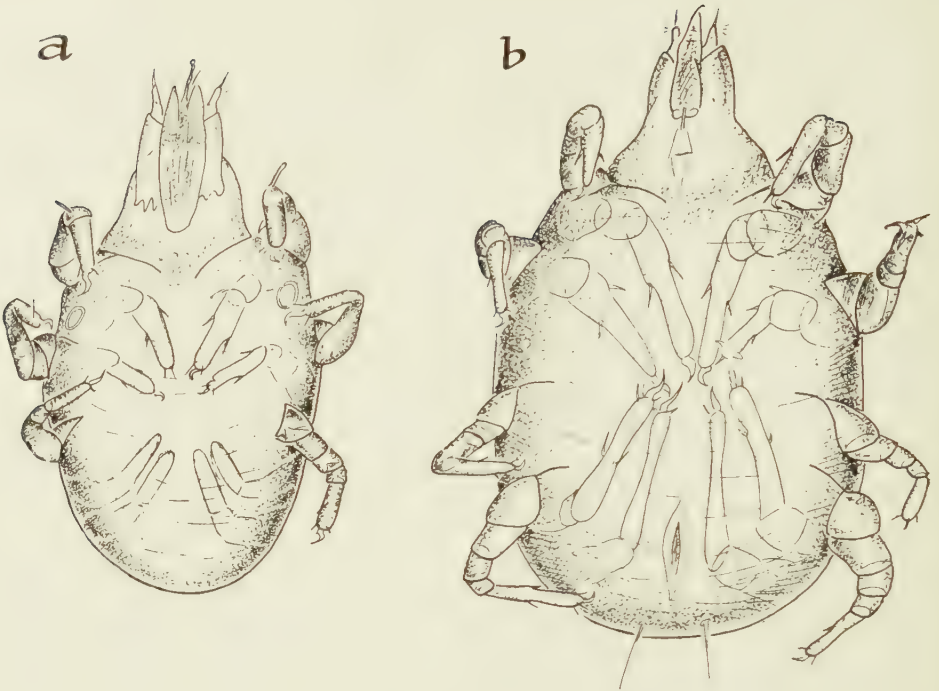


Abb. 38. a) Larve im Torpor, b) Protonymphen im Torpor, Ausbildung der Tritonymphe.

gehender Natur und geschieht lediglich zum Zwecke des Weitertransportes (sog. Phoresie). Mit den Fliegen gelangen die Deutonymphen auf neue Futterquellen, wo sie jene verlassen und sich weiter entwickeln können. Die Deutonymphen vermögen gutes, reichliches Futter geruchlich zu erkennen (S. 145), so dass neben einem zufälligen auch ein aktives, „gewolltes“ Verlassen des Transporttieres angenommen werden kann.

Im Gegensatz zu den Zecken, welche ihre Wirtstiere auf Distanz „wittern“ und sich dementsprechend verhalten (TOTZE 1933, HINDLE und MERRIMAN 1912/13), scheinen die Deutonymphen von *H. laboratorium* ihre Transporttiere nicht als solche zu erkennen. Von einem gerichteten Aufsuchen konnte nie etwas gesehen werden. Die Milben gelangen rein zufällig auf die Fliegen. Sie werden lediglich durch mechanische Störungen wie Berühren, Herumschieben durch irgendwelche Gegenstände (Fliegenbein, Pinzette usw.) auf die Anwesenheit z.B. einer Fliege aufmerksam gemacht. Wenn sie vorher in Ruhe der Unterlage angeheftet sind, braucht es oft recht massive Störungen, bis es zu einer Reaktion kommt. Diese besteht darin, dass sie sich aufrichten und versuchen, mit den vorderen Beinen das störende Ding



Abb. 39. Protonymphen im Torpor, Ausbildung der Deutonymphen.

zu ergreifen und sich daran empor zu ziehen. Die Fliege reagiert meist mit heftigen Putzbewegungen, die häufig erfolgreich sind.

Es fragt sich nun, warum trotz des Fehlens eines spezifischen Erkennens des Transporttieres nur auf *Drosophila* Deutonymphen von *H. laboratorium* gefunden werden. Das liegt erstens daran, dass sich ihre Biotope offenbar weitgehend decken oder dass, zum mindesten Fliegen und Milben die gleiche Futterquelle besitzen (*Symphagium*). Zweitens zeigen beide Tiere starke positive Phototaxis, d.h. die Deutonymphen häufen sich dort an, wo ein Zusammentreffen mit den Fliegen wahrscheinlicher ist.

Die Deutonymphen leben nur von ihren Reserven. Es ist daher erstaunlich, dass sie sogar Monate überdauern können. Das gelingt ihnen nur, indem sie tage- und wochenlang am gleichen Ort liegen bleiben, wodurch der Umsatz beträchtlich herabgesetzt, die Reserven geschont und die Lebensdauer stark verlängert werden kann. Individuen, die durch ständigen Lichtwechsel und andere Einflüsse immer wieder zur Lokomotion und zu intensivem Bewegen veranlasst werden, zeigen durch zunehmende weissliche Färbung eine starke Vermehrung des Guanins und dadurch indirekt eine Steigerung des Stoffumsatzes an, wodurch ihre mögliche Lebensdauer stark herabgesetzt wird.

3. Häutungen.

Bei den Häutungen der Milben handelt es sich nicht nur um einen durch das Grössenwachstum bedingten Wechsel der Cuticula. Es erfolgt zugleich ein weitgehender Umbau, ein Einschmelzen und Wiederaufbauen einzelner Organe. Der Umbau beginnt schon während der Dauer des vorhergehenden Stadiums und umfasst hauptsächlich die Muskulatur, in geringerem Masse einzelne Darmabschnitte (Mitteldarm), vielleicht auch die Speicherniere, wäh-



Abb. 40. Fettkörper und Speicherniere der Deutonymphe. Schwarz: Fettkörper der Dorsalseite. Schraffiert: Fettkörper der Ventralseite. Punktiert: Speicherniere. Die übrigen Körperstellen sind durchsichtig und lassen die Apodemen der Ventralseite und Muskelzüge erkennen.

rend Nervensystem und Genitalapparat davon nicht berührt werden sollen. Er vollzieht sich vor allem während eines immobilen Ruhezustandes (Torpor), der ein bis zwei Tage, manchmal auch länger dauert und wenn immer möglich nicht auf der Futteroberfläche, sondern im Substrat eingegraben verbracht wird. Die Extremitäten werden infolge der fortschreitenden Histolyse aus ihren Cuticulahüllen zurückgezogen. Sie liegen als anfänglich ungegliederte Stummel der ebenfalls von der Cuticula abgelösten Ventralseite an und werden langsam wieder zu gegliederten Beinen ausgebildet. Der Körperinhalt wird zunächst trübe und strukturlos und lässt erst mit dem Fortschreiten der Reorganisation die Organe wieder erkennen. Der Raum zwischem dem zurückgezogenen Milbenkörper und der alten Cuticula ist von einer Flüssigkeit erfüllt, in welcher Amöbozyten und kleinere Partikel, die Brown'sche Molekularbewegungen ausführen, beobachtet werden können. Die ersteren stehen wahrscheinlich im Zusammenhang mit der Histolyse, die kleinen Partikel könnten Exkrete (Guanin) sein, welche auf diesem Wege aus der Speicherniere freigesetzt würden. Bei den *Tarsonemini* (*Trombidiformes*) soll es bei den Häutungen auf diese Weise zur Abgabe von Exkreten kommen (VITZTHUM 1940/43). Wenn das bei *H. laboratorium* auch zuträffe, dann würde auf alle Fälle niemals alles Guanin entfernt, denn frisch gehäutete Milben zeigen bereits eine mit Guanin gefüllte Speicherniere. Die alte Haut wird normalerweise in einem Querspalt gesprengt, sodass immer eine zweigeteilte, sonst aber intakte Exuvie entsteht.

Ob sich eine Protonymphe in eine Deutonymphe oder direkt in eine Tritonymphe umwandelt, kann im Torpor bald erkannt werden. Wenn die

heteromorphe Deutonymphe ausgebildet wird, erscheint die Protonymphe praller und anfänglich stärker milchig getrübt. Später reichert sich die Trübung im caudalen Teile an, während der craniale Teil zunehmend heller und schliesslich klar und durchsichtig wird. Aus den im caudalen Teil angesammelten Zellmassen geht allmählich die sich entwickelnde Deutonymphe hervor (Abb. 39). Diese ist kleiner als die Protonymphe und braucht zu ihrer Bildung einen um ein bis mehrere Tage länger dauernden Torpor als die anderen Stadien. Das ist zu verstehen, denn einerseits werden die Organe weit stärker umgebildet als bei den übrigen Häutungen und anderseits wird das durch die Verkleinerung gewonnene Material als Betriebsreserve in den Fettkörper eingebaut. Diese gestattet den Deutonymphen, ohne Nahrungsaufnahme wochenlang zu leben.

V. DIE GESCHLECHTSBESTIMMUNG.

Unbegattete Weibchen von *H. laboratorium* legen Eier, die sich ausnahmslos zu Männchen entwickeln, begattete Weibchen solche, aus denen in der überwiegenden Mehrzahl Weibchen entstehen. *H. laboratorium* zeigt somit arrhenotoke Parthenogenese (S. 112). Es wäre jetzt zu untersuchen, ob haploide Parthenogenese vorliegt und ob die Männchen selbst auch haploid sind, oder ob während ihrer Ontogenese eine Aufregulierung zur diploiden Chromosomenzahl stattfindet.

Die Lösung dieser Fragen könnte auf genetischem und cytologischem Wege gesucht werden. Nun ist aber *H. laboratorium* aus verschiedenen Gründen (Fehlen von Pigmenten, Kleinheit und Durchsichtigkeit der Borsten, Variabilität der Entwicklungszeiten, Zuchtschwierigkeiten u.a.m.) für den Nachweis von erblichen Veränderungen sehr ungeeignet. Ich konnte daher auch keine Mutationen nachweisen. Für die cytologischen Untersuchungen wurden Schnittpräparate (Methode S. 86), sowie Quetsch- und Ausstrichpräparate verwendet. Bei den letzteren wurden ganze Milben ausgequetscht, da das Herauspräparieren einzelner Organe schwierig ist. Dabei wirkt sich die Speicherniere sehr hindernd aus, da die Guaninkristalle das ganze Präparat überschwemmen und eine Untersuchung praktisch verunmöglichen. Gefärbt wurde mit Karminessigsäure und mit Orcein.

Alle diese Untersuchungen verliefen negativ. Die Kerne sämtlicher Organe, so auch diejenigen der Nervenzellen, die sonst bei anderen Tieren neben den Gametenvorstufen Chromosomenuntersuchungen am ehesten erlauben, sind von hoffnungsloser Kleinheit. Chromosomen wurden überhaupt nicht gesehen.

Dort, wo bis jetzt bei Milben Chromosomen beschrieben werden konn-

ten, erscheinen sie als sehr kleine, kugelförmige Elemente. Unter den Tausenden von Milben sind nur für folgende Spezies die Chromosomen bekannt: *Ixodes redwii* (NORDENSKIOELD 1909), drei, eventuell sechs *Gamasus*-Arten (SOKOLOV 1934), *Tetranychus bimaculatus* (SCHRADER 1923), *Pediculopsis graminum* (REUTER 1909), *Pediculoides ventricosus* (PÄTAU 1936). Es handelt sich dabei um Milben, die für die Präparation besonders günstig sind.

Uns interessieren diejenigen Fälle, welche ebenfalls Arrhenotokie zeigen. Es sind das die zu den *Trombidiformes* gehörenden *Tetranychus bimaculatus*, *Pediculopsis graminum* und *Pediculoides ventricosus*. Bei *P. ventricosus* sind die Männchen tatsächlich haploid, die Weibchen diploid ($2n=6$). Dasselbe soll für *P. graminum* zutreffen ($2n=4$ nach REUTER, $2n=6$ nach COOPER 1937). Bei *T. bimaculatus* konnte SCHRADER (1923) bis zum Blastodermstadium, zum Teil auch bei 2—3 Tage alten Embryonen und bei einigen Larven die Chromosomenzahlen feststellen: unbefruchtet (= Männchen) 3, befruchtet (= Weibchen) 6. Die übrigen Stadien ergeben nur undeutliche Bilder, welche höchstens eine Schätzung zulassen. Es scheint also, dass auch in diesem letzten Falle bei den Männchen keine Aufregulierung zur diploiden Zahl stattfindet.

Für *H. laboratorium* müssten gleiche Verhältnisse erwartet werden. Diesbezügliche Untersuchungen dürften nach unseren Erfahrungen am ehesten an isolierten Furchungs- und Blastodermstadien zum Ziele führen.

VI. BEEINFLUSSUNG DER POSTEMBRYONALEN ENTWICKLUNG DURCH AUSSENFAKTOREN.

In der Ontogenese der *Acaridae* ergeben sich durch das Auftreten der heteromorphen Deutonymphe besonders interessante Probleme. Es ist verständlich, dass die ersten bekanntgewordenen Deutonymphen nicht als solche erkannt, sondern irrtümlicherweise als eigene Milbenarten beschrieben wurden. So hat DUGÈS 1834 einige dieser Formen in die besondere Gattung *Hypopus* zusammengefasst, während DUFUR 1839 andere Deutonymphen als *Trichodactylus* beschrieb und KOCH 1843 eine weitere Gattung *Homopus* aufstellte. Erst MÉGNIN (1873 a, b, 1874) bewies, dass die Hypopoden nichts anderes als gepanzerte, „zusätzliche“ und heteromorphe Nymphen der *Acaridae* sind, welche der Verbreitung der Art zu dienen haben. Er erkannte also, dass *Hypopus* (wie auch *Homopus* und *Trichodactylus*) keine Gattung, sondern ein Entwicklungsstadium ist, verwendete aber fortan bewusst diesen Gattungsnamen als Bezeichnung für das heteromorphe, zweite Nymphenstadium.

Die Ausbildung der Deutonymphe bei den *Acaridae* zeigt mannigfache Variationen. Erstens ist der Grad des Heteromorphismus verschieden. Neben Deutonymphen, die sich von den homoimorphen Stadien nur wenig unterscheiden (*Histiogaster entomophagus* Lab.) gibt es solche, die extremen Heteromorphismus zeigen (*Glycyphagus*). Zweitens finden wir auch in Bezug auf die Mobilität der Hypopoden alle Übergänge von äusserst beweglichen (*Histiostoma laboratorium*) bis zu völlig bewegungsunfähigen Formen (*Hypopus* II von *Tyroglyphus farinae*). Und drittens zeigt

auch die Regelmässigkeit des Auftretens in der Ontogenese unterschiedliches Verhalten. Bei *Histiogaster berthii* durchläuft jedes Individuum dieses Stadium. Bei anderen Arten, z.B. *Histiogaster corticalis* bilden fast durchwegs alle Individuen eine Deutonymphe aus, während bei *Histiogaster entomophagus* beinahe alle dieses Stadium überspringen. Und schliesslich gibt es Spezies, welche das zweite Nymphenstadium gänzlich verloren haben (z.B. *Tyrolichus casei*).

Der ganze Fragenkomplex um die Entstehung der heteromorphen aus der ursprünglich homoiomorphen Deutonymphe, sowie deren allmähliche Unterdrückung im Entwicklungsgang, ist in der Literatur als „Hypopusfrage“ bekannt. Fast alle diesbezüglichen Arbeiten sind älteren Datums und behandeln anatomische, systematische oder phylogenetisch-theoretische Fragen. Ein vollständiges Literaturverzeichnis darüber findet sich bei H. SCHULZE (1924 b), über die historische Entwicklung orientieren MÉGNIN (1873) und MICHAEL (1884) und eine vorzügliche, nachfolgend zusammengefasste Deutung und Diskussion gibt REUTER (1909).

Ursprünglich waren alle Stadien homoiomorph. Infolge der Trägheit und grossen Vermehrungsrate der Milben entstehen auf kleinem Raume sehr dichte Populationen, was sehr bald zu einer Erschöpfung der Nahrungsquelle führt. Ein Jugendstadium übernimmt dann hauptsächlich die Aufgabe der Artverbreitung. Dass dies das mittlere Nymphenstadium ist, scheint verständlich: die Larve benötigt den grössten Teil des synthetisierten Materials zum Ausbau des vierten Beinpaars (S. 114) der Protonymphe, so dass diese nach der Häutung noch nicht über genügend Reservestoffe verfügt, um als Wanderform in Frage zu kommen (S. 127); andererseits braucht es zum Aufbau des umfangreichen Geschlechtsapparates der Adulti weiteres Material, das erst durch ein Jugendstadium, das zur Nahrungsaufnahme befähigt ist (Tritonymphe), beschafft werden muss. Die Artverbreitung durch die Deutonymphe geschieht dadurch, dass diese beweglichere Tiere als „Omnibus“ (MÉGNIN 1874) benützt. Während des Transportes gerät sie unter andere ökologische Bedingungen. Durch Selektion kommt es zur Ausbildung der an diese Bedingungen besser angepassten, heteromorphen Deutonymphen. Die bei allen Milben vorhandene Tendenz zur Abkürzung des Entwicklungsganges hat bei den *Acaridae* das mittlere Nymphenstadium erfasst (REUTER). Es bereitet nun allerdings etwelche Mühe, zu verstehen, warum gerade dieses widerstandsfähige, wichtige Stadium unterdrückt werden soll. H. SCHULZE (1924 a) glaubt darum mit Recht, dass es sich weniger um eine „Rückbildung“ im Sinne eines Anfanges zur allmählichen Unterdrückung des Stadiums, sondern um eine bessere Anpassung an die gegebenen Lebensverhältnisse der verschiedenen Milbenarten handelt.

Welche Stellung innerhalb der erwähnten Übergangsreihen nimmt nun die Deutonymphe von *H. laboratorium* ein? Wie wir bereits gesehen haben, ist ihre Aktivität sehr gross. Der Heteromorphismus ist ebenfalls stark ausgeprägt. In der Regel wird sie nicht von allen Individuen ausgebildet, ist aber in den Populationen immer zu finden. Das zahlenmässige Auftreten zeigt beträchtliche Schwankungen. Vor allem kann in alten Zuchten ein gehäuftes Vorkommen konstatiert werden. Offenbar wird die Ausbildung der Deutonymphe durch „ungünstige“ Aussenfaktoren im Sinne einer Förderung beein-

flusst (Abb. 29). In den folgenden Experimenten interessiert uns die diesbezügliche Reaktion des Individuums auf die Umwelt.

Unter allen Bedingungen treten — bei genügend grossen Populationen — Deutonymphen auf. Es können daher nicht Einzeltiere geprüft werden, sondern nur Populationen, bei denen der Prozentsatz der gebildeten Deutonymphen bestimmt wird (Methode S. 109). Bei „günstigen“ Bedingungen sollte also ein geringer, bei „ungünstigem“ Milieu ein hoher Prozentsatz zu erwarten sein. Dabei muss berücksichtigt werden, dass eventuell nur scheinbar ein vermehrtes Auftreten der Deutonymphen vorliegen kann, indem nämlich bei schlechten Bedingungen die empfindlichen, homoiomorphen Stadien eher zu Grunde gehen als die widerstandsfähigen Deutonymphen! Diese Fehlerquelle wurde so unter Kontrolle gehalten, dass eine genau bekannte Zahl von Eiern bzw. Larven in die Versuchschalen eingesetzt wurde.

Neben diesem ersten Entwicklungsschritt von der Protonymphe zur Deutonymphe ist aber auch der folgende von der Deutonymphe zur Tritonymphe von Interesse. Es zeigt sich nämlich, dass bei „günstigen“ Bedingungen die Umwandlung der Deutonymphe eher vor sich geht (Abb. 29). Die Frage, die uns beschäftigt, lautet daher: Worin bestehen die „ungünstigen“ Faktoren, die den ersten Schritt beeinflussen, und was hat man sich unter den „günstigen“ Bedingungen, welche die Weiterentwicklung der Deutonymphe fördern, vorzustellen?

A. DIE ENTSTEHUNG DER DEUTONYMPHE.

1. Der pH-Wert des Futters.

Frische Stammzuchten auf *Drosophila*-Standard-Futter zeigen oft ausser den eingesetzten Adulti fast nur Deutonymphen. Dies tritt immer dann ein, wenn durch eine kräftige Gärung des Futters sehr viel Essigsäure produziert wird. Werden frische Stammzuchten mit Essigsäure, Oxal-, Milch- oder Salzsäure getränkt, so sind diese Schalen — sofern die eingesetzten Milben durch die Säure nicht getötet werden — nach wenigen Tagen voll von Deutonymphen. Werden solche Zuchten erst später kontrolliert, so ergibt sich nicht mehr das gleiche eindruckliche Bild, weil sich viele Deutonymphen bereits weiterentwickelt haben, so dass nun auch die homoiomorphen Stadien in vermehrter Zahl auftreten. Augenscheinlich wirkt nicht die Essigsäure an sich, sondern der niedere pH-Wert auslösend.

Für exakte, zahlenmässig erfassbare Versuche wird ein Hefe-Agar-Nährboden (S. 107) verwendet und mittels Pufferlösungen auf einen bestimmten pH-Wert eingestellt. Dieser wird während der Versuchsdauer mehrmals mit Indikator-Papier kontrolliert. Der Prozentsatz der Deutonymphen wird be-

Tab. 3. Einfluss des pH-Wertes auf die Deutonymphenbildung. N₂ = Deutonymphe.

pH	Schale	Gesamtzahl der ausgezählten Milben	davon % N ₂
3,3	I	321	68
	II	262	94
	III	199	55
	IV	68	97
4	I	377	79
	II	390	83
	III	203	61
5,2	I	47	2
	II	92	5
	III	117	32
6	I	95	9
	II	197	58
	III	201	26
7	I	236	58
	II	301	25
	III	63	6
	IV	94	32
	V	80	31
7,6	I	131	58
	II	25	8
	III	49	31
11	I	78	31
	II	102	53
	III	120	54

stimmt, indem alle entstehenden Deutonymphen sukzessive gezählt und entfernt werden. Individuen, welche das zweite Nymphenstadium überspringen, werden als Adulti registriert. Durch Addition erhält man die Gesamtzahl der Individuen.

Tab. 3 und Abb. 41 veranschaulichen die erhaltenen Werte einer Versuchsserie. Dabei zeigen sich zwei Ergebnisse. Erstens weist der Prozentsatz der Deutonymphen bei gleichem pH-Wert grosse Schwankungen auf, eine Tatsache, die bei allen anderen Experimenten für die einzelnen Klassen ebenfalls konstatiert werden kann. Diese Schwankungen innerhalb einer pH-Klasse werden natürlich noch vergrössert, wenn pro Schale nur wenige Tiere ausgezählt werden können. Es ist deshalb zweckmässig, in jeder Zucht möglichst viele Milben zu halten. Dadurch wird aber die Kontrolle der Versuche sehr erschwert, vor allem, weil das Auftreten weiterer

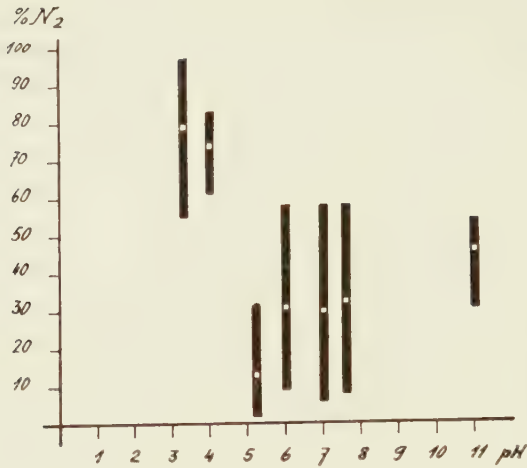


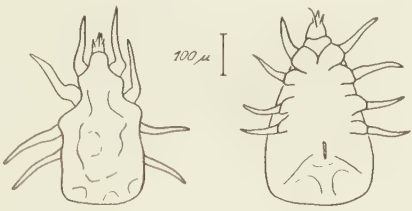
Abb. 41. Graphische Darstellung des Einflusses des pH-Wertes des Futters auf die Deutonymphenbildung (gleiche Werte wie in Tab. 3). Mittelwert der Einzelklasse weiss aus-
gespart).

Generationen nicht immer verhindert werden kann. Wegen der Variabilität der Entwicklungszeiten (S. 116) können die Generationen unmöglich auseinander gehalten werden, sodass eine zahlenmässige Auswertung illusorisch wird. Diese Schwierigkeiten könnten behoben werden, wenn man unbefruchtete Weibchen, die nur männliche Nachkommen liefern, als Eierlieferanten für die Versuche verwenden würde. Aus zeitlichen Gründen ist es aber ebenfalls unmöglich, genügend unbegattete Weibchen für die Versuche bereit zu stellen. Es bleibt somit nur der Kompromiss, der darin besteht, 100 bis 200 Tiere pro Schale zu halten, so dass einerseits eine genaue Kontrolle noch möglich ist und andererseits die Schwankungen in erträglichem Rahmen bleiben.

Zweitens ergibt sich die Bestätigung der Vermutung, dass im stärker sauren Bereich mehr Deutonymphen entstehen als im schwächer sauren, neutralen und alkalischen Bereich. Die in der Abb. 41 erkennbaren Unterschiede zwischen pH 3 und 4 einerseits und den höheren pH-Werten andererseits sind statistisch gesichert (t-Test). Einen pH-Wert unter 3,3 ertragen die Milben in der Regel nicht. Es ist das derjenige Punkt, der im Drosophilafutter bei kräftiger Gärung häufig für kurze Zeit erreicht und nur ausnahmsweise (S. 171) unterschritten wird; später beginnen bereits Fäulnis- und Verwesungsprozesse einzusetzen, welche den pH-Wert wieder hinaufdrücken.

Bei diesen Säureversuchen traten während wenigen Wochen Milben mit veränderter Körpergestalt auf (Abb. 42). Tiere aus Stammzuchten, die mit den oben angegebenen Säuren behandelt worden waren, zeigten im weiblichen Geschlecht eine dreieckige Gestalt, im männlichen Geschlecht eine mehr viereckige Form mit ausgeprägten „Schultern“. Es handelte sich dabei nicht um Schrumpfungen infolge Wasserverlustes, welche ein ganz anderes Bild ergeben und die beim Einlegen der Tiere in Wasser wieder verschwinden, sondern um irreversible Veränderungen. Zuchtversuche ergaben, dass es sich nicht um Mutationen, sondern um nicht erbliche Modifikationen handelte.

Abb. 42. Abnorme Körpergestalt der Adulti, aufgetreten in Säurezuchten. Links: Männchen, Dorsalansicht. Rechts: Weibchen, Ventralansicht.



2. Säuredämpfe.

Die Anwendung der Säuren in Dampfform hat auf die Ausbildung der Deutonymphe keinen Einfluss. Der Futterboden der in Tab. 4 dargestellten Versuchsserie zeigt durchwegs den durch Pufferlösung eingestellten pH-Wert von 7,6. Die erhaltenen Prozentsätze bewegen sich innerhalb der Streuung bei dieser Wasserstoff-Ionen-Konzentration (Abb. 41). Die den Säuredämpfen exponierten Schalen zeigen hier sogar geringere Werte als die Kontrollzuchten mit Wasserdampf.

Eine scheinbare Wirkung von Dämpfen tritt erst dann ein, wenn zu konzentrierte Dämpfe verwendet werden, die vom Agarboden aufgenommen werden. Sein pH-Wert fällt trotz Puffer, so dass es zur vermehrten Ausbildung von Deutonymphen oder gar zum Absterben der Milben kommen kann.

3. Der Zuckergehalt des Futters (Hypertonie).

H. laboratorium ist zur Osmoregulation befähigt, solange sich die osmotischen Werte des Mediums im biologischen Rahmen halten. Steigt die Hypertonie über diese Grenze, dann versagt die Regulation, die Milben gehen zu Grunde. Der Zucker im Drosophilafutter ist osmotisch wirksam. Werden Stammzuchten mit sehr hohem Zuckergehalt des Futters (zwecks Steigerung der Hefeproduktion) angesetzt, so sterben häufig die eingesetzten Milben in kürzester Zeit. Erst wenn durch die Gärung ein Teil des Zuckers abgebaut worden ist, vermögen sich die Tiere auf dem Futter zu halten. Offenbar ist also zu hoher Zuckergehalt, d.h. Hypertonie des Futters ein für die Milben „ungünstiger“ Umweltfaktor.

Die experimentelle Überprüfung dieser Annahme ist negativ verlaufen, indem keine statistisch gesicherten Unterschiede zwi-

Tab. 4. Einfluss von Säuredämpfen auf die Deutonymphenbildung bei einem konstanten pH von 7,6 des Futterbodens. N₂ = Deutonymphe.

Dämpfe	Wasser		Essigsäure		Salzsäure	
Gesamtzahl	633	483	685	—	762	749
% N ₂	58,3	44,9	71,5	—	39,7	45,4

Tab. 5. Einfluss der Temperatur auf die Deutonymphenbildung. Die eingeklammerten Werte beziehen sich auf Zuchten, die täglich während einigen Stunden auf 25° C gehalten wurden, um die Entwicklung der Milben zu ermöglichen. Ständige Einwirkung der tiefen Temperaturen führt zu Entwicklungsstillstand und Tod. N₂ = Deutonymphe.

Temperatur in C	Gesamtzahl	% N ₂
0°	(211)	(44,5)
	(460)	(31,3)
	(284)	(25,0)
6°	(365)	(29,9)
	(178)	(39,5)
	(432)	(54,4)
16°	214	33,6
	158	51,3
	246	49,6
25°	429	60,1
	385	55,5
32°	322	55,3
	200	0,5
	295	34,6
37°	—	—

schen den verschiedenen Zuckerkonzentrationen auftraten. Über 30 % Zucker-
gehalt ertragen die Tiere nicht. Auch bei den Hypertonieversuchen auf Salz-
böden (S. 163), die in anderem Zusammenhang ausgeführt wurden, konnte
kein vermehrtes Auftreten der Deutonymphen beobachtet werden.

4. Temperatur.

Schalen mit identischen Futterböden (pH 7) werden auf verschiedenen Tem-
peraturen gehalten. Der zur Verfügung stehende Stufenthermostat gestattete
die Anwendung der in der Tab. 5 angegebenen Temperaturen. Zur Eiablage
wurden die Adulti bei 25° C gehalten. Nach Entfernen der Adulten gelangten
die Schalen in den Stufenthermostaten.

Aus der Tab. 5 geht deutlich hervor, dass weder tiefe noch hohe
Temperaturen einen Einfluss auf die Deutonymphen-
bildung ausüben. Bei 0° und 6° können sich die Milben nicht ent-
wickeln, sie sterben, Dasselbe trifft zu für 37°. Die tiefen Temperaturen
führen nicht sofort zum Tode der Milben, sondern nur zur Kältestarre. Ein-
frieren während 24 Stunden ergibt keine Beeinträchtigung; können sich solche
Tiere anschliessend unter normalen Temperaturen entwickeln, dann zeigen sie
keine Besonderheiten in der Deutonymphenbildung. Werden diejenigen Milben,
die auf 0° bzw. 6° gehalten werden, periodisch auf höhere Temperaturen ge-

Abb. 43. Zuchtgefäß für Feuchtigkeitsversuche. Schematische Darstellung. Die kreisförmige Öffnung im Deckel ist durch Filtrierpapier dicht verschlossen. Am Grunde des Salznäpfes befindet sich der Hefe-Agar-Zuchtboden.



bracht, damit die Entwicklung doch allmählich weitergeführt werden kann, dann zeigen sie trotz den wiederholten Kälteschocks keine vermehrte Ausbildung der Deutonymphen. Die in Tab. 5 eingeklammerten Werte beziehen sich auf diese Fälle.

5. Luftfeuchtigkeit.

Die homoiomorphen Stadien von *H. laboratorium* sind sehr empfindlich auf Abnahme der Luftfeuchtigkeit. Sie verlieren bald Wasser, schrumpfen und gehen zugrunde. Ist der Wasserverlust nicht zu weit fortgeschritten, so sind die Schrumpfungen in feuchter Atmosphäre reversibel. Die Deutonymphen sind viel resistenter gegen Trockenheit. In alten, austrocknenden Zuchten sind in der Regel viele Deutonymphen zu finden. Aus diesen Gründen kann angenommen werden, dass Trockenheit als „ungünstige“ Umweltsbedingung par excellence zu gelten hat.

Für die experimentelle Prüfung wurde folgende Versuchsanordnung verwendet: Als Zuchtgefäß dienen Salznäpfchen. Ihre Glasdeckel werden mit einem zentralen Loch von 1 1/2 cm Durchmesser versehen, das durch ein aufgeklebtes Filtrierpapierstückchen verschlossen wird (Abb. 43). Die mit Vaseline gedichteten Deckel verschaffen den sicheren Verschluss und gewähren durch das Filterpapier hindurch den Ausgleich der Luftfeuchtigkeit innerhalb und ausserhalb der Salznäpfchen. Diese werden in einen Exsiccator gesetzt, in welchem über einem Schwefelsäure-Wasser-Gemisch bei 25° eine genau bestimmte Luftfeuchtigkeit herrscht.

In der Tab. 6 sind die Ergebnisse zweier Serien dargestellt. Die kleinen Unterschiede zu den jeweiligen Kontrollzuchten sind statistisch von keiner Bedeutung. Im t-Test ergeben sich für die Wahrscheinlichkeit P Werte zwischen 0,3 und 0,5. Bei nur 48 % Feuchtigkeit sterben die Milben. Der Feuchtigkeitsgrad, speziell Trockenheit hat also keinen Einfluss auf die Deutonymphenbildung.

Bei Trockenheit kann allerdings eine scheinbare Vermehrung der Deutonymphen auftreten, dann nämlich, wenn es zu einer langsamen, aber ständig fortschreitenden Austrocknung kommt, wobei schliesslich die homoiomorphen Stadien in immer grösserem Ausmasse zugrunde gehen, während die widerstandsfähigen Deutonymphen in unverminderter Zahl vorhanden bleiben. Um diese Fehlerquelle auszuschliessen, wurden in der einen Serie die genauen Zahlen der eingesetzten Eier festgestellt. Da am Ende des Versuches ziemlich genau gleich viele Individuen zur Auszählung gelangten, ist nachgewiesen, dass keine

Tab. 6. Einfluss der Luftfeuchtigkeit auf die Deutonymphenbildung. N₂ = Deutonymphe.

Luftfeuchtigkeit	Gesamtzahl		% N ₂
	eingesetzt	ausgezählt	
100 % (1. Serie)	148	150	22
	122	120	11,7
	134	135	5,3
69 % (1. Serie)	100	100	15
	144	144	34,7
	100	88	21,6
48 % (1. Serie)	alle Zuchtschalen ausgetrocknet		
100 % (2. Serie)	—	196	63,2
	—	228	17,9
	—	141	65,9
82 % (2. Serie)	—	187	59,9
	—	105	59,0
	—	137	70,0

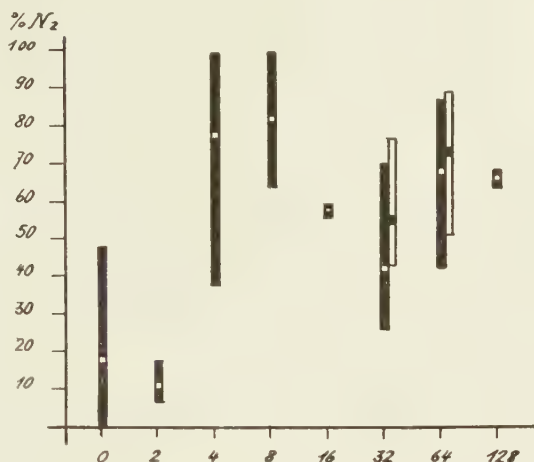
Verfälschung durch erhöhte Letalität der homoimorphen Stadien vorliegt. Besonders die bei 69 % Feuchtigkeit gehaltenen Schalen zeigen zudem, dass auch die starken Schwankungen der Prozentzahlen innerhalb der gleichen Klasse nicht auf verschiedener Letalität in den verschiedenen Schalen beruhen.

6. Futtermangel.

Alte Zuchten, deren Futter durchwegs schwach alkalisch oder höchstens neutral ist, in denen also nach den pH-Versuchen wenige Deutonymphen auftreten sollten, zeigen meist höhere Prozentzahlen von Hypopoden. Ausser der Wasserstoff-Ionen-Konzentration wirken also noch andere „ungünstige“ Faktoren. In Frage kommen chemische Veränderungen des Futterbodens sowohl durch eigene Fäulnisprodukte als auch durch Verwesungsprodukte von zahlreichen Milbenleichen oder dann einfach Futtermangel.

Bei den Versuchen, die den Einfluss des Futtermangels auf die Deutonymphenbildung abzuklären haben, kommt es nicht auf den absoluten, sondern auf den relativen Hefeghalt der Nährböden an. Zu einer bestimmten Agarmenge (5 cm³) werden 2 bzw. 4 bzw. 8 Tropfen usw. der gleichen Hefeaufschwemmung beigegeben. In Abb. 44 sind auf der Abszisse die Tropfenzahlen eingetragen und sind als Verhältniszahlen der zur Verfügung stehenden Futtermenge zu werten. Die Beigabe von z.B. 64 Tropfen Hefeaufschwemmung zu der relativ kleinen Agarmenge würde zu einer unerwünschten Verdünnung des Agars führen. Die Hefedosierung wird daher so vorgenommen, dass ein sehr konzentrierter Hefebrei durch entsprechende Verdünnungen auf die durch

Abb. 44. Einfluss des Futtermangels auf die Deutonymphenbildung. Auf der Abszisse sind die Verhältniszahlen der Futtermenge aufgetragen (vgl. Text), auf der Ordinate die gezählten Deutonymphen (N_2) in %. Schwarz (Mittelwert weiss): 1. Generation. Weiss (Mittelwert schwarz): 1. und 2. Generation.



die Verhältniszahlen ausgedrückten Konzentrationen gebracht wird, sodass in den einzelnen Klassen ungefähr gleich viel Hefewasser dem Agar beigegeben werden muss.

In der Abb. 44 ist das Ergebniss einer Versuchsserie dargestellt. In den Klassen 0 und 2 ist die Ernährung ungenügend; fast alle Tiere zeigen Entwicklungshemmungen und sterben. Von den wenigen Milben, die trotzdem auszuhalten und sich zu entwickeln vermögen, bilden die meisten keine Deutonymphe. Von der Klasse 4 bis zur Klasse 32 ist eine Abnahme der durchschnittlichen Prozentszahlen festzustellen, d.h. je mehr Futter, umso weniger Deutonymphen. Die Unterschiede selbst zwischen den extremen Klassen sind aber statistisch nicht gesichert. In den beiden obersten Klassen, also denjenigen mit dem konzentriertesten Futter treten die Deutonymphen wiederum in höheren Prozentsätzen auf. In diesem hefereichen Futter wirkt sich die Fäulnis viel stärker aus und ist verantwortlich für das vermehrte Auftreten der Deutonymphen. Das wird auch ersichtlich, wenn man neben der ersten auch noch die zweite Generation berücksichtigt. Das ist bei den Klassen 32 und 64 geschehen und zeigt klar, dass sich der Prozentsatz vergrössert, je älter das Futter wird, je länger es den Fäulnisprozessen unterworfen ist.

Andere Serien zeigen noch geringere Unterschiede. Werden Milben auf völlig hefefreiem Agarboden gehalten, wobei die zur Lebenserhaltung unbedingt notwendige Hefemenge täglich durch kleinste Tropfen verdünnten Hefewassers beigegeben wird, so zeigen die nicht zugrunde gehenden Individuen ebenfalls keine vermehrte Deutonymphenbildung.

Futtermangel allein führt also nicht zu vermehrtem Auftreten der Hypopoden, wohl aber in extremen Fällen zu Entwicklungsstillstand und erhöhter Sterblichkeit. Da der Entwicklungsstillstand in den weitaus meisten Fällen

bereits auf dem Larven- oder Protonymphenstadium einsetzt, kommt es auch nicht zu einer nur scheinbaren Vermehrung der Deutonymphen.

7. Fäulnis- und Abbaustoffe.

Die Futtermangelversuche haben gezeigt, dass wahrscheinlich weniger die Quantität als vielmehr die Qualität des Futters wirksam ist. Zur Überprüfung dieser Vermutung wurden verschiedene Experimente in mehreren Serien angesetzt, die aus versuchstechnischen Gründen teilweise nicht ganz einwandfrei durchgeführt werden konnten. So wird einerseits die Gefahr der Fäulnis und Verpilzung des Futters unter den gegebenen Versuchsbedingungen stark erhöht. Andererseits ist es oft fast unmöglich, Material, z.B. Press-Saft von Milben in genügender Quantität zu beschaffen, um grössere Serien ansetzen zu können. Schliesslich ist die Dosierung von Faulhefe, Ammoniak usw. schwierig, die in geringen Dosen wenig oder gar nicht, in etwas höheren Konzentrationen aber bereits als Gifte wirken können.

a) *Faulhefe.*

Sowohl in den Kontrollen wie in den Faulhefeschalen muss frische Hefe, die zur Entwicklung unentbehrlich ist, dem Agar beigegeben werden. Die verfaulte Hefe muss vor der Beigabe sterilisiert werden, da sonst die Fäulnisbakterien die frische Hefe schon am ersten Tage zersetzen würde, so dass in Bezug auf die Nahrungsmenge Unterschiede zu den Kontrollen entstünden. Alle Schalen werden auch mit Pufferlösung versehen, die auf denjenigen pH-Wert eingestellt ist, der für die verwendete Faulhefe charakteristisch ist (pH 8—11). Statt der vollständigen Faulhefelösung kann auch der klare, wässrige Auszug verwendet werden, der durch Sedimentation oder durch Zentrifugieren von den festen Partikeln getrennt worden ist. Die auf beide Arten erzielten Ergebnisse sind identisch. Zu viel Faulhefe wirkt auf die Milben tödlich. Die Dosierung muss für jede einzelne Faulhefelösung empirisch festgestellt werden.

Die in Tab. 7 dargestellten zwei Versuchsserien ergeben keine statistisch gesicherte Unterschiede, weder zu den Kontrollen noch zwischen den beiden Faulhefeklassen. Dass die Zuchten ohne zusätzliche Frischhefe etwas mehr Deutonymphen bilden, könnte — wenn sich bei grösseren Serien gesicherte Unterschiede ergeben würden — auf zwei Arten gedeutet werden: Durch die Frischhefe kommt es zu einer prozentualen Verminderung der in der aufgenommenen Nahrung vorhandenen Faulhefe; in diesem Falle wären tatsächlich Fäulnisprodukte die verantwortlichen Faktoren. Oder aber es könnte das vermehrte Auftreten der Deutonymphen als Effekt des Mangels an vollwertigem Futter betrachtet werden. Es darf auch nicht vergessen werden, dass sich die erhaltenen Prozentwerte innerhalb der Streuung

Tab. 7. Einfluss von Fäulnisprodukten auf die Deutonymphenbildung. N₂ = Deutonymphen.

		1. Serie		2. Serie	
		Gesamtzahl	% N ₂	Gesamtzahl	% N ₂
A	Kontrollen ohne Faulhefe	54	1,9	123	14,2
		übrige Zuchten eingegangen		105	4,0
B	Faulhefe mit frischer Hefe	138	1,5	81	1,2
		129	0,8	111	0,9
		117	8,6		
C	Faulhefe allein	82	15,9	120	5,0
		110	17,3	114	9,7
		101	3,0		
t-Test B/C		P > c,1		P > c,1	

bewegen, welche für die betreffenden pH-Werte festgestellt wurden. Ob die in den obigen Versuchen auftretenden kleinen Unterschiede der Mittelwerte trotzdem nicht nur zufälliger Natur sind, können nur grosse Versuchserien entscheiden.

b) Ammoniak.

Bei der Zersetzung von Eiweissen entsteht Ammoniak. In alten Zuchten mit ursprünglich grossem Hefegehalt kann oft geruchlich Ammoniak festgestellt werden.

Die Milben sind auf Ammoniak sehr empfindlich. 1 % Ammoniak muss als oberste tragbare Grenze betrachtet werden. Ist mehr vorhanden, dann sterben die Tiere je nach der Konzentration entweder sofort oder im Laufe von zwei bis drei Stunden. Zugleich werden die Öldrüsen, soweit sie mit Sekret gefüllt sind, schwarz gefärbt. Offenbar handelt es sich um eine Fällung, denn der Inhalt ballt sich eng zusammen, vermag aber noch durch das Ausführungsrohr nach aussen zu gelangen. Diese Schwärzung habe ich früher wiederholt in alten Zuchten beobachtet. Sogar in einer frischen Schale starben nach einem Tage alle eingesetzten Milben unter den angeführten Umständen; die für die Zubereitung jenes Futter verwendete Hefe war schon alt und nicht mehr einwandfrei.

In den Versuchen wurden Konzentrationen von 0,1—1 % angewendet. Sie ergaben nur geringe, in einzelnen Schalen überhaupt keine Ausbildung von Deutonymphen. Man darf aus diesen Ergebnissen noch nicht den Schluss ziehen, dass Ammoniak keinen Einfluss auf die Deutonymphenbildung ausübe. Erstens ist die Dosierung so kleiner Prozentsätze des flüchtigen Ammoniaks, der zum noch flüssigen, also warmen Agar gegeben werden muss, praktisch kaum möglich. Zweitens müssen, weil die Milben nur Spuren des Ammoniaks ertragen, Schwellenwert — sofern ein solcher vorhanden ist — und letale Dosis sehr nahe beisammen liegen, so dass ein sicheres und einwandfreies

Einhalten definierter Versuchsbedingungen sehr schwierig und vor allem nicht kontrollierbar ist.

c) *Milben-Press-Saft*.

Die Vermutung, dass chemische Veränderungen des Futters durch Stoffe, die bei der Verwesung toter Milben entstehen, die Ausbildung der Wanderform begünstigen, wurde experimentell überprüft. Die Ergebnisse sind auch hier nicht schlüssig. Grössere Quantitäten von Milben wurden in einem Mikromörser fein zerrieben, die ganze Masse stehen gelassen und dann der Press-Saft dem Agar beigegeben. Ein Teil der Schalen erhielt noch einen Zusatz von Hefe. Bei Individuenzahlen von 100—200 pro Schale ergaben sich bei den Kontrollen 43—59 %, bei den Press-Saft-Zuchten 22 %, 31 %, aber auch 96 %. Wegen dieser starken Streuung konnte ein eindeutiger Nachweis eines Einflusses auf die Deutonymphenbildung noch nicht erbracht werden.

B. DIE WEITERENTWICKLUNG DER DEUTONYMPHE ZUR TRITONYMPHE.

1. Feuchtigkeit.

Die heteromorphen Deutonymphen sind gegen Trockenheit relativ gut geschützt und können in alten, austrocknenden Zuchten häufig gefunden werden. Die übrigen, weichhäutigen Stadien dagegen sind auf Trockenheit sehr empfindlich. Das legt die Vermutung nahe, dass der Feuchtigkeitsgrad für die Ausbildung und Weiterentwicklung der Deutonymphe von Wichtigkeit sei. Wir haben bereits gesehen, dass für den ersten Schritt (Entstehung der Deutonymphe) Trockenheit keine Rolle spielt (S. 137).

Vermag erhöhte Feuchtigkeit die Weiterentwicklung der Deutonymphe zu erzwingen? Bevor die Experimente zur Beantwortung dieser Frage besprochen werden können, müssen noch einige Bemerkungen zur Methode gemacht werden, die für alle folgenden Versuche Gültigkeit besitzen.

Das Deutonymphenstadium kann entweder nur wenige Tage oder aber Wochen und Monate dauern. Diejenigen Individuen, die nicht durch Unglücksfall z.B. Austrocknen ums Leben kommen, häuten sich früher oder später auch dann zur Tritonymphe, wenn sie sich noch im selben ungünstigen Milieu befinden, welches ihre Ausbildung veranlasst oder wenigstens begünstigt hat. Je älter eine Deutonymphe wird, umso grösser ist auch ihre Bereitschaft zur Weiterentwicklung. Wenn ich also Deutonymphen sammle und sie im Experiment irgend welchen Aussenbedingungen aussetze, so wird es immer eine gewisse Zahl von Individuen geben, die innert kürzester Zeit die Häutung auch ohne Änderung der Bedingungen vollzogen hätten. Der Prozentsatz dieser Individuen ist umso grösser, je älter im Durchschnitt die Deutonymphen sind, die

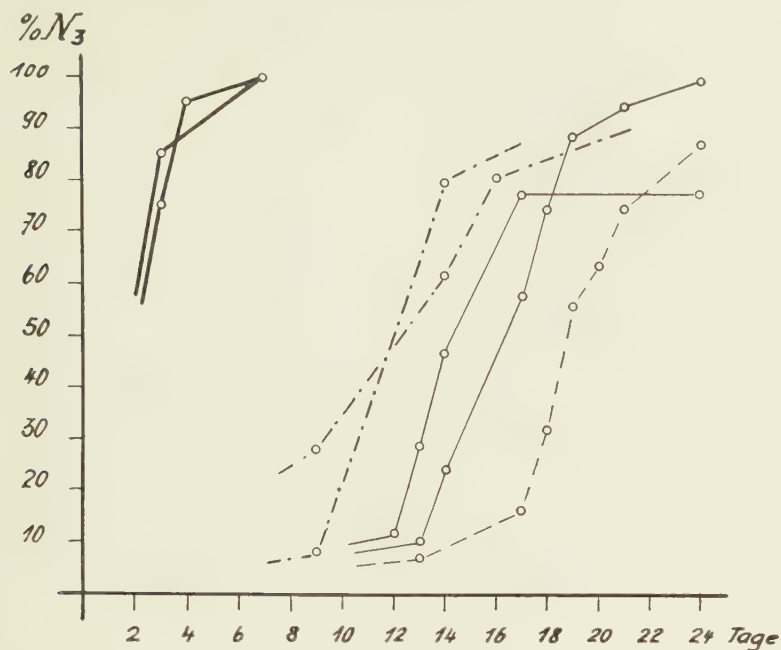


Abb. 45. Weiterentwicklung der Deutonymphe (N_2) zur Tritonymphe (N_3) in verschiedenen Zuchtmedien (Futterqualität). — Wasser bzw. Agarboden, — — — Zuckerwasser, — · — · — Hefemangelfutter, — — — — Hefemastfutter. Jede Kurve verbindet die erhaltenen Werte einer einzelnen Zuchtschale.

zu dem betreffenden Experiment verwendet werden. Einwandfreie Versuchsbedingungen erhalte ich also nur dann, wenn ich gleichalterige, möglichst frisch geschlüpfte Individuen verwende. Um diese Forderung zu erfüllen, werden nur Deutonymphen gesammelt, die sich noch im Torpor befinden. Für die praktische Durchführung ganzer Versuchsserien reicht aber die Zahl der Torportiere häufig nicht aus. In diesen Fällen werden für die Experimente grosse Mengen Deutonymphen beliebigen Alters verwendet. Dabei sind nicht die gleichen Prozentzahlen von Tritonymphen zu erwarten, wie sie Torporindividuen liefern würden. Uns interessieren aber nicht die absoluten, sondern die relativen Werte, die Unterschiede zwischen Experiment und Kontrollversuch, welche bei grossen Zahlen ohne weiteres statistisch geprüft werden können.

Abb. 45 zeigt, dass erhöhte Feuchtigkeit sowohl der Luft als auch des Futterbodens keine Beschleunigung der Tritonymphenbildung bewirkt. Sowohl Deutonymphen, die auf sehr wasserreichem Agar, wie auch solche, die direkt in Wasser gehalten werden, ergeben frühestens nach einer Woche die ersten Tritonymphen, während die restlichen Deutonymphen sich erst im Laufe weiterer Wochen zum nächsten Stadium häuten.

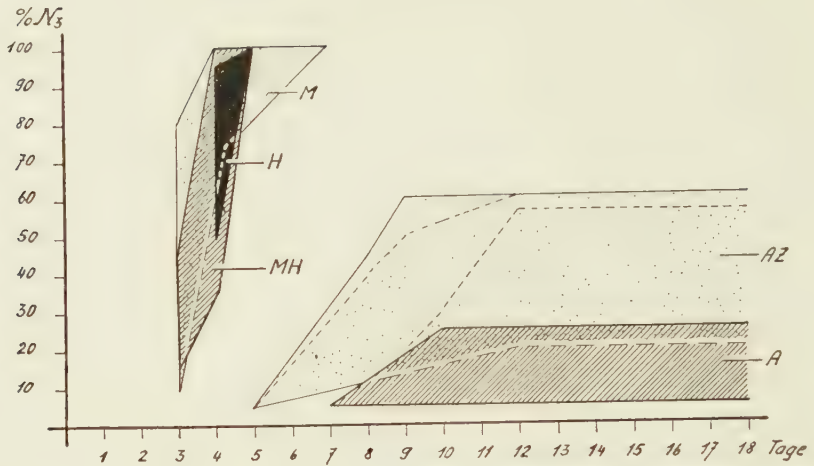


Abb. 46. Weiterentwicklung der Deutonymphe auf verschiedenen Zuchtmedien. *A* = Agar, *AZ* = Agar und Zucker, *M* = Mais, *MH* = Mais und Hefe, *H* = Hefeextrakt bzw. Frischhefe. Die Ergebnisse der einzelnen Klassen einer Versuchsserie sind als Flächen dargestellt (vgl. Text). Im Feld *AZ* sind die Ergebnisse für zwei sich intermediär verhaltende Zuchtschalen wie in Abb. 45 eingetragen.

2. Futterqualität.

Beim ersten Schritt wirken als „ungünstige“ Lebensbedingungen Faktoren des sich verschlechternden Futters. Die Verabreichung eines qualitativ besseren Futters könnte vielleicht „günstige“ Lebensbedingungen schaffen.

Abb. 45 zeigt das Ergebnis diesbezüglicher Versuche. Deutonymphen, die in Zuckerwasser gehalten werden, zeigen das gleiche Verhalten wie solche, die reinem Wasser ausgesetzt sind. Die kleine Verzögerung gegenüber den Kontrollen ist bedeutungslos, da in anderen Serien (z.B. Zuckeragar in der Versuchsserie der Abb. 46) umgekehrt leichte Beschleunigungen, die ebenfalls statistisch ohne Bedeutung sind, registriert werden können. Mangelfutter, d.h. Agar mit sehr wenig Hefe vermag ebenfalls keine wesentliche Beschleunigung der Tritonymphenbildung zu bewirken. Ganz anders verhält sich ein Mastfutter, das aus Agar und einem grossen Überschuss an Hefe bzw. Hefeextrakt besteht. Bereits drei Tage nach dem Einsetzen von Deutonymphen, die sich noch im Torpor befinden, häuten sich 75–85 % zu Tritonymphen, nach vier, fünf, spätestens nach sieben Tagen sind es 100 %! Wenn wir von diesen Zeiten die Dauer der Torporstadien abziehen, dann können wir sagen, dass die frisch geschlüpfte Deutonymphe bereits nach dem ersten Tag in den Torpor, der zur Tritonymphe überleitet, eintreten kann. Wichtiger ist aber die Tatsache, dass bereits nach wenigen Tagen sämtliche Individuen zur Weiterentwicklung veranlasst werden, während auf

den anderen Medien Wochen verstreichen können, bis die letzte Deutonymphe zur Häutung schreitet.

Während in Abb. 45 die Ergebnisse einzelner Schalen einer Versuchsserie aufgetragen sind, werden in Abb. 46 für eine andere Serie die Ergebnisse der einzelnen Klassen gesamthaft als Flächen dargestellt. Alle registrierten Punkte für Zuckeragar liegen innerhalb der mit AZ bezeichneten Fläche, d.h. also, in einer Schale waren nach 5 Tagen bereits 5 % Tritonymphen zu finden, nach 12 Tagen gab es kein Zuchtgefäß mehr, das unter 20 % Tritonymphen zeigte, aber selbst nach 18 Tagen gab es noch keine Schale, die mehr als 60 % aufwies. Zur Erläuterung sind in der Fläche AZ die Messpunkte zweier Schalen in gleicher Weise wie in Abb. 43 eingetragen. Abb. 46 zeigt nochmals, dass reiner Agar, sowie Zuckerfutter keinen Einfluss auf diesen zweiten Entwicklungsschritt ausüben. Ausserdem ist aber aus der Darstellung ersichtlich, dass gut gekochter Mais (mit Agar als Bindesubstanz) die gleiche Wirkung zeigt wie Hefemastfutter, also die Häutung sämtlicher Deutonymphen, die als Torporstadien in die Versuchsschalen eingesetzt worden sind, innert kürzester Zeit erzwingt. Dass Maisfutter, versehen mit Hefe oder Hefeextrakt, im selben Sinne wirksam ist, versteht sich von selbst.

3. Geruchliche Natur des Reizes.

Die Ergebnisse der eben erwähnten Versuche zeigen einwandfrei, dass die Qualität des Futters weitgehend über die Dauer des Deutonymphenstadiums entscheidet. Reichliches, gutes Futter, das die Ontogenese des Individuums und seiner Nachkommen sichern kann, führt zu einer sofortigen Weiterentwicklung der Deutonymphe. Auf einem Nährboden, der jene Sicherungen nicht versprechen kann, wird das widerstandsfähige Wanderstadium länger ausgedehnt, bis die Deutonymphe auf ein zusagenderes Futter getragen wird oder nach längerer Wartezeit die Häutung trotz ungünstiger Futterbedingungen durchgeführt wird.

Es stellen sich nun zwei Fragen:

1) Auf welche Weise kann eine Deutonymphe, die erwiesenermassen keine Nahrung aufzunehmen vermag, feststellen, dass reichliches und gutes Futter vorhanden ist?

2) Wirkt das Futter, z.B. die Hefe als Ganzes auf diesen Häutungsschritt auslösend oder gibt es relativ einfache Stoffkomponenten, welche die gleiche Wirkung ausüben?

Die erste Frage soll zuerst behandelt werden, da ihre Antwort für die Auswahl der wenigen, für die Untersuchung der zweiten Frage verwendeten Stoffe wichtig ist.

Das „gute“ Futter kann nicht via Darm und Stoffwechsel auf den Körper



Abb. 47. Versuchsanordnung der Chemotaxis-Experimente. Schematische Darstellung. Die Milben sind durch eine Filterpapierschicht vom Geruchstoff getrennt.

einwirken. Eine Registrierung kann nur auf chemorezeptorischem Wege erfolgen, der die Häutung auslösende Reiz kann also geschmacklicher oder geruchlicher Natur sein. Als Geschmacksorgane könnten vor allem die rudimentären Genitaltaster (S. 103; 123; Abb. 34), eventuell auch die stets auf dem Boden schleifenden Gnathosomafäden in Betracht kommen. Als Geruchsorgane sind uns bereits die auf den Beinen I und II vorhandenen Riechkolben bekannt (S. 124). Da eine experimentelle Überprüfung des Einflusses der hypothetischen Geschmacksorgane auf die Tritonymphenbildung aus technischen Gründen nicht möglich ist, wurde nur die Bedeutung des Geruchssinnes für diesen Entwicklungsschritt untersucht.

a) Chemotaxis-Versuche.

Vorerst muss festgestellt werden, ob die Deutonymphen von *H. laboratorium* tatsächlich über einen Geruchssinn verfügen, wie das oben (S. 124) angenommen wurde. Chemotaxis-Versuche sollen die Antwort geben.

Y-Rohr-Versuche, bei denen das Ende des einen Schenkels mit Mastfutter, dasjenige des anderen Schenkels mit reinem Agar gefüllt wurde, haben nicht befriedigt. Erstens kann die Auszählung nicht einwandfrei durchgeführt werden und zweitens bildet sich an den Wänden des Glasrohres Kondenswasser, in welchem die Deutonymphen schwimmen, wodurch der Geruchssinn möglicherweise ausgeschaltet werden könnte. Dagegen hat sich folgende Versuchsanordnung bewährt (Abb. 47):

Ein Filterpapier, das in konzentrische Kreise von 1, 2, 3 und 4 cm Radius unterteilt ist, wird zwischen zwei Glasringe (durchbohrte Glasdeckel mit einem Öffnungsradius von 4 cm) geklemmt. Dieser für Gerüche durchlässige Deckel wird auf eine Standardschale von 13 cm Durchmesser gelegt, in welcher ein kleines, den Duftstoff enthaltendes ringförmiges Gefäß von ungefähr 1 cm Durchmesser so montiert ist, dass sein oberer Rand direkt unter das Zentrum des Filterpapiers zu liegen kommt, ohne dieses aber zu berühren. Die Milben werden auf das Filterpapier gesetzt und dieses durch einen dicht schliessenden, ganzen Glasdeckel überdeckt. Die ganze Versuchsanordnung muss während der Versuchsdauer im Dunkeln gehalten werden, um die starke positive Phototaxis auszuschalten. Vor dem Auszählen der einzelnen Kreisringe, die nur im Licht ausgeführt werden kann, werden alle Milben durch Äther getötet. Wird diese Versuchsanordnung für homoiomorphe Stadien verwendet, dann muss das Filterpapier leicht angefeuchtet und ein zu starkes Absinken der Luft-

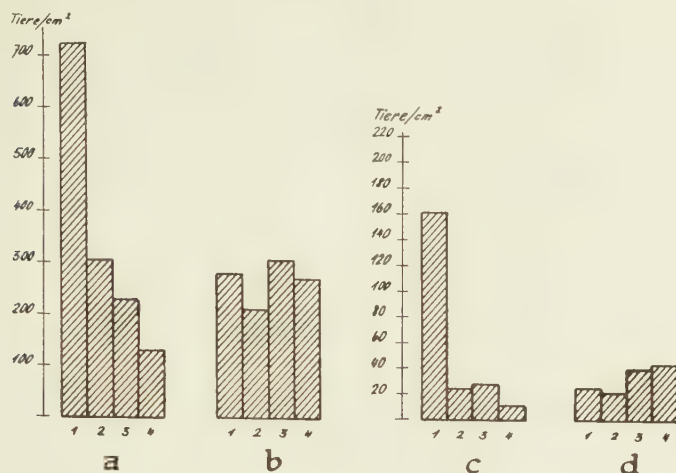


Abb. 48. Chemotaxis-Versuche mit Hefegeruch. a) Deutonymphen über feuchter Hefe, b) Deutonymphen; Kontrollen über Wasser, c) Homoiomorphe Stadien über feuchter Hefe, d) Homoiomorphe Stadien; Kontrollen über Wasser. 1 = Kreisfläche direkt über dem Duftstoff, 2-4 = anschließende, konzentrische Ringflächen von 2, bzw. 3, bzw. 4 cm Aussenradius.

feuchtigkeit durch einige Wassertropfen am Grunde der Schale verhindert werden.

Die Ergebnisse von Versuchen, in denen Hefe als Duftstoff verwendet wurde, sind in Abb. 48 dargestellt. Für die Kontrollen wurde Wasser eingefüllt. Sowohl die heteromorphen Deutonymphen als auch die homoiomorphen Stadien (hauptsächlich Adulti) zeigen deutlich positive Chemotaxis auf Hefeduft. Die Ansammlung über dem Duftstoff durch die anfänglich wahllos zerstreuten Deutonymphen ist nach 1/2 Stunden vollzogen. Die weniger mobilen Adulti benötigen dazu etwas mehr Zeit. Andere Duftstoffe ergaben weniger klare Befunde, doch ist das für unsere Versuche nicht von Belang, da uns vor allem das Verhalten gegenüber Hefe interessiert. Wichtig ist, dass ein Geruchssinn nachweisbar ist und dass dieser vor allem gegenüber dem Geruch der Hefe, eines für die Entwicklung unentbehrlichen Teiles der Nahrung, sehr ausgeprägt ist.

Angefeuchtete Hefe, Hefeextrakt und Trockenhefe duften — für das menschliche Geruchsorgan — intensiver als in trockenem Zustand und wirken auch im Chemotaxis-Versuch schneller und besser. Bei den Kontrollen mit Wasser kann es, besonders bei verminderter Luftfeuchtigkeit im Versuchsgefäß, ebenfalls zu einigen Ansammlungen im Zentrum kommen, doch erreichen diese nicht annähernd diejenige Dichte wie bei den Hefeversuchen und sind in der Regel auch an anderen Stellen des Filtrierpapiere zu finden.

b) *Exstirpations-Versuche.*

Das Ausschalten der Riechkolben soll auf zwei weitere Fragen Auskunft geben:

1) Sind die Riechkolben tatsächlich der Sitz des nachgewiesenen Geruchssinnes?

2) Wie reagieren Deutonymphen ohne Geruchsorgan auf Mastfutter? Oder mit anderen Worten: Kann die Häutung der Deutonymphe zur Tritonymphe tatsächlich durch geruchliche Reize ausgelöst werden?

Ein Überziehen der Riechkolben mit Lack kommt wegen der Kleinheit des Objektes und wegen der Unzuverlässigkeit der Methode nicht in Frage. Es bleibt somit nur die Exstirpation. Diese wurde auf verschiedenen Wegen versucht. Das Entfernen der Kolben mittels Thermokauter gelang nicht. Die feinsten erhältlichen Kauternadeln sind viel zu grob. Es wurden deshalb aus Platindraht, später aus entspiralisiertem Glühbirnendraht feinste Nadeln selbst hergestellt. Die besten Ergebnisse wurden mit Glühfaden erzielt, der zu einer feinen Spitze ausgezogen und an den Originalkauternadeln kurz geschlossen wurde. Mittels eines Widerstandes konnte der Heizstrom dosiert werden. Trotzdem gelingt auf diesem Wege die Zerstörung der Geruchsorgane nicht. Ist die Dosierung der Strommenge zu klein, dann tritt keine oder keine nachweisbare Schädigung der Riechkolben oder der ganzen Extremitäten ein. Wird die Dosis erhöht, die Wärmeproduktion gesteigert, so verbrennt wegen der Kleinheit der Milbe gleich das ganze Tier; eine Zwischeneinstellung gibt es nicht.

Die Exstirpation gelang dagegen durch direktes Amputieren der beiden ersten Beinpaare unmittelbar hinter den Kolben. Mit einiger Übung kann diese Operation an den narkotisierten Tieren, welche die betreffenden Beine parallel nach vorne strecken, unter der binokularen Lupe mit einer gewöhnlichen Rasierklinge ausgeführt werden. Leider überleben die operierten Tiere, selbst bei sterilem Arbeiten, diesen Eingriff nicht. Nach 1 bis 2 Stunden, spätestens nach einem Tage sterben alle Individuen. Offenbar ist die verursachte Wunde für die Milben, welche keine Regeneration zeigen, zu gross. Es wurde auch versucht, die entsprechenden Extremitätenabschnitte schon bei der Protonymphe zu amputieren, so dass nach der Häutung Deutonymphen mit dem gleichen Effekt entstehen sollten, wie das nach VITZTHUM (1940/43) bei einigen Milben beobachtet worden war. Die Operation ist aber auf diesem Stadium noch schwieriger auszuführen und, wenn sie gelingt, überleben die Protonymphen, wie übrigens auch die Adulti, den Eingriff nicht.

Die beiden obigen Fragen können also durch Exstirpationsversuche nicht beantwortet werden. Dass die Riechkolben ihren Namen zu Recht tragen, darf aber aus den auf S. 124 dargelegten Gründen als sicher angenommen werden (Homologien). Die andere Frage, die von der Beantwortung der ersten unabhängig ist, kann in ihrer zweiten Fassung auf folgende Weise gelöst werden.

Abb. 49. Schematische Darstellung der Versuchsanordnung der „Doppelring“-Experimente. Im unteren Ring befindet sich der Duftstoff (Hefemastfutter), im oberen, durch ein Filtrierpapier von jenem getrennt, die Deutonymphen. Der kleine Agartropfen bietet den sich entwickelnden Tritonymphen die notwendige Feuchtigkeitsinsel.



c) Doppelring-Versuche.

Es muss versucht werden, die Deutonymphen dem Futterduft auszusetzen, ohne sie zugleich in direkten Kontakt mit dem Futter treten zu lassen. Am zweckmässigsten wird das durch die in Abb. 49 veranschaulichte Versuchsanordnung erreicht, welche eine Abwandlung derjenigen für die Chemotaxis-Versuche darstellt. Der untere Glasring (Durchmesser 2 cm) wird zur Hälfte mit Hefemastfutter bzw. reinem Agar (Kontrollen) gefüllt. Der zweite, obere Ring ist für die Milben bestimmt und besitzt einen dicht schliessenden, für Gase aber durchlässigen Boden aus Filtrierpapier, auf dem ein kleiner, nicht die ganze Fläche bedeckender Agartropfen liegt. Dieser ist notwendig, um den sich entwickelnden Tritonymphen einen feuchten Untergrund zu verschaffen, da sie ohne diesen nach der Häutung zugrunde gehen und ihre Exuvien auf dem Papier kaum mehr zu entdecken sind. Der obere Ring wird mit einem Glasdeckel verschlossen und mit Vaseline auf den unteren geklebt.

Tab. 8 zeigt die Versuchsergebnisse zweier Serien. Zwei verschiedene Kontrollen sind notwendig: Kontrolle B, welche im untern Ring nur Agar enthält und Kontrolle A, bei welcher die Deutonymphen direkt auf das Mastfutter gesetzt werden (also kein Doppelring), um zu prüfen, ob das für die betreffende Versuchsserie verwendete Futter eine genügend grosse Hefekonzentration aufweist. Diese ist bei verschiedenen Serien nie völlig identisch, weshalb deren Ergebnisse nicht zusammengefasst, sondern nur diejenigen einzelner Serien in die Tabelle aufgenommen werden dürfen. Die eine Serie der Tab. 7 wurde nach 2 Tagen, die andere erst nach 3 Tagen ausgezählt.

Tab. 8. Ergebnisse der Doppelring-Versuche. In der Kontrolle B wurde im unteren Ring als „Duftstoff“ Agar verwendet.

		nach 2 Tagen		nach 3 Tagen	
		Gesamtzahl	% N ₂	Gesamtzahl	% N ₂
Kontrolle A	N ₂ direkt auf Mastfutter	829	82,1	461	94,5
		—	—	532	94,3
Kontrolle B	N ₂ auf Agar über Agar	636	15,1	653	22,9
		914	21,9	963	33,4
Experiment E	N ₂ auf Agar über Hefe	1 014	76,3	683	96,0
		714	84,4	823	91,1

Die Unterschiede zwischen B und E können mit dem t-Test gut gesichert werden, während sich zwischen A und E kein Unterschied ergibt. Damit ist nachgewiesen, dass schon allein durch Hefegeruch die Häutung der Deutonymphe zur Tritonymphe ausgelöst werden kann.

4. Weitere Analyse der auslösenden Stoffe.

Nachdem nun feststeht, dass tatsächlich die Hefe (und offenbar auch der Mais) durch den Geruch die Häutung der Deutonymphe zur Tritonymphe auszulösen vermag, wäre es von Interesse, festzustellen, welche Bestandteile der Hefe diesen Vorgang hauptsächlich bewirken. Folgerichtig kommen in erster Linie solche stoffliche Komponenten in Frage, welche den Geruch der Hefe bedingen. Bevor aber auf diesbezügliche Versuche eingegangen werden soll, möchte ich noch eine andere Feststellung erwähnen.

a) *Der pH-Wert des Futters.*

Der erste Schritt, der von der Protonymphe zur Deutonymphe führt, kann durch saures Futter weitgehend erzwungen werden (S. 134). Für die Weiterentwicklung der Deutonymphe ist dagegen der pH-Wert des Futters ohne jede Bedeutung. Ausser durch direkte pH-Experimente wird das auch durch folgendes Verhalten demonstriert: Werden Deutonymphen auf Mastfutter mit dem pH-Wert von 3,3 — dem tiefsten pH-Wert, den die homoimorphen Stadien ertragen — verbraucht, so tritt sofort der bekannte Häutungsschub ein, trotzdem es gerade dieses Futter ist, welches fast 100 % der Individuen zur Ausbildung der Deutonymphe veranlassen würde.

b) *Vitamin-Versuche.*

Zufällig wurde festgestellt, dass für den Menschen der Geruch alter Zuchten mit Hefefutter mit demjenigen von Vitamin B₁ identisch oder diesem doch sehr ähnlich ist. Die Hefe ist nun tatsächlich sehr reich an den Vitaminen B₁ und B₂. Diese Wirkstoffe sind für die Entwicklung der Insekten unentbehrlich, wie z.B. FRÖBRICH (1939) und OFFHAUS (1939) an Käfern zeigen konnten. Entsprechende Untersuchungen wurden an *H. laboratorium* nicht durchgeführt, doch gibt die Tatsache, dass bei ungenügender Hefeernährung die Entwicklung verlangsamt und gestoppt wird, wobei das Tier trotzdem weitervegetieren kann, einen Hinweis dafür, dass auch bei dieser Milbe ähnliche Verhältnisse vorliegen. Die Vermutung liegt daher auf der Hand, die Deutonymphen könnten im speziellen die Vitaminkonzentration geruchlich perzipieren.

Die Nährböden für die Versuche werden ausschliesslich mit vitaminfreiem Davis-Agar zubereitet. Die Vitamine werden dem erkaltenden Agar beigegeben, so dass das hitzeempfindliche Vitamin B₁ nicht geschädigt wird. Zur An-

Tab. 9. Einfluss von Vitaminen auf die Weiterentwicklung der Deutonymphe zur Tritonymphe (N₃).

			Gesamt- zahl	% N ₃	t-Test
A	Agar	nach 1 Tag	656 310	4,0 12,2	P: 0,02—0,01 schwach gesichert
B	B ₁ -Tabletten . .		296 240	51,4 58,0	
C	B ₁ -Tabletten . .	nach 2 Tagen	302 253	92,6 77,5	P: 0,05—0,02 schwach gesichert
D	B ₁ -Ampullen . .		425 260	12,9 29,2	
E	Agar	nach 2 Tagen	112 125	17,9 19,2	E/F: P: 0,05—0,02 schwach gesichert E/G: P ≈ 0,05 schwach gesichert H/F: P: < 0,01 gesicherter Unter- schied H/G: P: > 0,05 kein Unterschied
F	B ₂ -Ampullen einfache Dosis		107 80	33,7 28,8	
G	B ₂ -Ampullen doppelte Dosis		149 119	65,2 47,1	
H	Mastfutter . .		118 116	95,8 89,7	

wendung kamen die Vitaminpräparate Bénerva forte (Tabletten) und fortissimum (Ampullen) für die B₁-Versuche und Beflavin für die B₂-Versuche (Firma F. Hoffmann-La Roche & Co. A.G. Basel).

In Tab. 9 sind die Ergebnisse von drei Versuchsserien zusammengestellt. Bereits die Aneurin-Versuche (B₁) zeigen überraschende Ergebnisse. Werden Bénerva-Tabletten dem Futter beigegeben, dann zeitigen die Versuche ein positives Ergebnis, wird das Vitamin aber in reiner Form aus Ampullen beigemischt, so verlaufen die Versuche negativ, d.h. die Deutonymphen verhalten sich auf dem Medium wie auf reinem Agar. Dagegen führt reines Lactoflavin (B₂) zu vermehrten Häutungen der Deutonymphen. Es ist das die zweite Überraschung, denn Lactoflavin zeigt, wenigstens für das menschliche Geruchsorgan einen weniger intensiven Geruch als Aneurin. Dass die registrierten Unterschiede gegenüber den Agarkontrollen bei der doppelten B₂-Dosis weniger gesichert sind als bei der einfachen Dosis liegt an der in dieser Serie aufgetretenen grösseren Streuung der Klasse G.

Auch bei den B₂-Experimenten wurden ausser den Kontrollzuchten auf Agar auch solche auf Mastfutter gehalten. Bei den Ergebnissen ergibt sich zwischen diesen letzteren und den konzentrierten B₂-Schalen (Klasse G) kein

statistisch gesicherter Unterschied, d.h. sie dürfen als identisch angesehen werden. Der Unterschied zwischen den Klassen H und F dagegen ist gesichert, d.h. die geringere Konzentration von Vitamin B₂ hat wohl eine gegenüber den Agarkontrollen gesicherte Steigerung der Tritonymphenbildung veranlasst, doch nicht in dem ausgeprägten Masse, wie das durch Hefemastfutter geschieht.

Die Resultate dieser Versuche ergeben somit folgendes: Das stärker riechende Vitamin B₁ hat in reiner Form keine Wirkung, das schwächer riechende Vitamin B₂ erzielt dagegen eine deutliche Beschleunigung der Tritonymphenbildung. Das spricht nicht gegen die bereits bewiesene geruchliche Natur des auslösenden Reizes, da wir ja nicht wissen können, welche Stoffe durch die Riechkolben perzipiert werden und wie die Schwellenwerte bei den Milben liegen. Die stark positive Wirkung der Bénerva-Tabletten beruht nicht auf dem Aneurin, sondern auf irgend einer Komponente der beigemischten Hüllsubstanzen. Diese Frage wurde systematisch nicht mehr weiter analysiert.

c) Stärke.

Als Hüll- und Bindesubstanz für Tabletten kommt unter anderem Stärke in Frage. Da auch Mais, der ja sehr viel Stärke enthält, ebenfalls eine stark positive Wirkung erzielt (S. 145), wurde der Einfluss von Pflanzenstärke auf die Tritonymphenbildung untersucht. Eine fördernde Wirkung auf diesen Entwicklungsschritt wurde nicht festgestellt.

C. DISKUSSION.

In der Literatur sind einige wenige Angaben zu finden, die sich ebenfalls mit der Frage befassen, ob der Prozentsatz der in einer Population sich entwickelnden Hypopoden durch exogene Faktoren beeinflusst werden kann. In diesem letzten Abschnitt sollen unsere Ergebnisse mit den erwähnten Angaben verglichen werden.

VITZTHUM (1940/43) schreibt in seinem umfangreichen Werk über die *Acari*: „Nur bei den *Anoetidae* scheint es obligatorisch zu sein, dass jedes Individuum das Stadium der Deutonymphe durchmacht“. Unsere Befunde haben gezeigt, dass mindestens für einen Vertreter der *Anoetinae*, für *H. laboratorium* dies nicht zutrifft.

MÉGNIN (1873, 1874 u.a.) stellt bei der auf Pilzen lebenden *Histiostoma feroniarum* Duf. (= *H. rostro-serratus* Berlese = *Tyroglyphus rostro-serratus* Mégnin) fest, dass die relative Häufigkeit von *Hypopus feroniarum*, also der heteromorphen Deutonymphe sehr variabel ist. Auf feuchtem Pilzfutter findet er Tausende von *Histiostoma*-Formen, auf austrocknendem Futter verschwinden die meisten und werden durch Unmengen der kleinen

Hypopoden ersetzt. Beigabe frischer, feuchter Pilze führt zur sofortigen Verwandlung der Hypopoden. Bei *Caloglyphus mycophagus* war diese Umwandlung bereits nach 24—40 Stunden vollzogen. MÉGNIN nimmt Feuchtigkeitsunterschiede als Ursache des vermehrten Auftretens bzw. der Weiterentwicklung der Hypopoden an. Bei ungünstigen Lebensbedingungen kann das Individuum willkürlich das widerstandsfähige Wanderstadium ausbilden, bei Wiederherstellen besserer Verhältnisse tritt der Übergang zu einer „normalen“ Nymphe ein.

REUTER (1909) vertritt demgegenüber energisch die Auffassung, dass die Deutonymphenbildung keineswegs durch Aussenfaktoren beeinflusst werde. Er stützt sich dabei auf die Beobachtung verschiedener Autoren, wonach Hypopoden selbst unter den günstigsten Bedingungen auftreten. Vor allem MICHAEL (1884) behauptet, dass das vermehrte Auftreten der Hypopoden beim Austrocknen lediglich auf der erhöhten Mortalität der gegen Trockenheit nicht geschützten übrigen Stadien beruhe. Bei seinen Versuchen, die er ohne Pilzfutter durchführte, beobachtete er nach erneuter Befeuchtung, dass sich aus den Eiern und den Hypopoden in vermehrter Masse wieder Tyroglyphiden entwickeln, so dass der Anteil der Hypopoden an der Population relativ wieder zurück geht. Er beschreibt sogar, dass er unter äusserst guten Bedingungen an verschiedenen Fundstätten nebst vielen Milben und anderen Tieren Hypopoden in riesiger Zahl fand. Bei anderen seiner Versuche ergaben sich unter günstigen Feuchtigkeitsbedingungen mehr Deutonymphen als in austrocknenden Zuchten.

Erst 1924 hat dann HANNA SCHULZE wiederum festgestellt, dass doch Aussenfaktoren in die Ontogenese eingreifen können. Erhöhung der Luftfeuchtigkeit bis zur Sättigung erzwingt bei der Mehlmilbe *Tyroglyphus farinae* die Umwandlung des Hypopus zur Tritonymphe innert ein bis zwei Tagen. Bei *Caloglyphus mycophagus* kann Futtermangel fast bei allen Individuen die Ausbildung der Deutonymphe veranlassen, während wiederum die Feuchtigkeit die Umwandlung der Deutonymphe zur Tritonymphe beschleunigt, wobei der die Umwandlung veranlassende Feuchtigkeitsgrad individuell verschieden sein soll.

Beim Vergleichen von Ergebnissen, die an verschiedenen Milben erhoben wurden, darf nicht vergessen werden, dass selbst nächst verwandte Arten grosse Unterschiede in Lebensweise und Entwicklung zeigen können. Die auf die Ontogenese wirkenden Aussenfaktoren, sowie der Umfang ihres Einflusses brauchen darum bei verschiedenen Formen nicht identisch zu sein. Bei *H. laboratorium* führt eine Verschlechterung des Futters zu einer relativen und absoluten Vermehrung der Deutonymphen. Feuchtigkeitsunterschiede sind dagegen ohne jeden Einfluss. Es besteht aber keine Ursache, die von H. SCHULZE festgestellte, positive Reaktion der Mehlmilben auf veränderte Luftfeuchtigkeit als nicht den Tatsachen entsprechend zu betrachten, lebt doch diese Milbenart unter gänzlich anderen ökologischen Bedingungen, auf die eben ihre Reaktionsnormen abgestimmt sein müssen. Anders verhält es sich bei den von MÉGNIN und MICHAEL untersuchten Formen. Ihre Befunde, vor allem an der mit *H. laboratorium* sehr nahe verwandten und sehr ähnliche Lebensweise zeigenden *H. feroniarum*, stimmen mit den unserigen überein. Ein Einfluss des Austrocknens auf den ersten Schritt besteht bei ihren Untersuchungsobjekten, wie Michael zeigte, sicher nicht. Die nach Zugabe von frischen Pilzen beobachtete Verwandlung der Hypopoden ist nicht auf eine damit verbundene

Erhöhung der Luftfeuchtigkeit zurückzuführen, sondern auf das Wiederherstellen optimaler Ernährungsbedingungen. Sicher eine falsche Deutung hat dagegen MICHAEL seinen Beobachtungen über das Auftreten von Hypopoden in riesiger Zahl unter optimalen Bedingungen gegeben. Bei unseren Experimenten haben wir gesehen, wie schwierig es ist, nur den zu untersuchenden Faktor zu variieren und alle übrigen auszuschalten oder konstant zu halten. Abgesehen davon, dass es sehr problematisch ist, zu bestimmen, welche Umweltsbedingungen für eine bestimmte Milbe günstig oder gar optimal sind, kann bei Freiland-Beobachtungen, wie sie MICHAEL durchgeführt hat, ohne genaue analytische Untersuchungen gar nicht behauptet werden, dass wirklich alle wesentlichen Faktoren im Optimum vorliegen. Ein einziger wirksamer Faktor kann nach dem Gesetz des Minimums ein Medium für die Milbe ungünstig machen. In einer frischen Stammzucht können bis gegen 100 % Deutonymphen von *H. laboratorium* auftreten, nur weil das Futter infolge der bei der Gärung entstehenden Essigsäure immer saurer wird, so dass die Milben, trotz Vorhandenseins grosser Mengen hochwertigen Futters, auf diesem Medium nicht mehr leben können. Aber selbst, wenn es sich tatsächlich in allen Beziehungen um optimale Zustände handelt, darf das massenhafte Auftreten von Deutonymphen keineswegs im Sinne MICHAELS und REUTERS gedeutet werden, denn es ist klar, dass sich die mobilen Deutonymphen gerade dort versammeln, wo sie die guten Lebensbedingungen finden. Ebenso sicher ist, dass auf grossen Fundstätten, wie die von MICHAEL untersuchten Scheunen und Miststöcke darstellen, die Mikrobedigungen an den einzelnen Stellen niemals identisch sondern höchst unterschiedlich sind. Bereits in den Stammzuchten von *H. laboratorium* kann immer wieder beobachtet werden, wie sich das Futter infolge unterschiedlicher Bakterieninfektion inhomogen verändern kann. An den einen Stellen verschlechtert sich oft das Futter schneller; dort können sich fast alle Protonymphen zu Deutonymphen umwandeln, wie während des Torpors festgestellt werden kann. Andere Stellen bewahren ihre gute Qualität längere Zeit; dort sammeln sich die Deutonymphen an, wie die zurückgelassenen Exuvien deutlich zeigen!

Sichere Schlüsse lassen sich daher nur auf Grund genauer Experimente ziehen. Für *H. laboratorium* ergibt sich dabei folgendes Bild: Die Faktoren zur Auslösung des ersten Schrittes (Protonymphe zu Deutonymphe) wirken offenbar via Darm und somit via Stoffwechsel. Eindeutig nachgewiesen werden konnte der Einfluss der Wasserstoff-Ionen-Konzentration. Eine positive Wirkung hoher Zuckerkonzentrationen, d.h. starke Hypertonie des Mediums konnte nicht nachgewiesen werden. Dagegen besitzt sicher altes, verbrauchtes Futter eine Deutonymphen-auslösende Wirkung. Es gelang aber nicht, die Ursachen zu präzisieren. Weder Futtermangel noch Fäulnis- und Verwesungsstoffe

ergaben eine deutliche, statistisch gesicherte Vermehrung der Deutonymphen. Dieses negative Ergebnis der Analyse, in welcher die Faktoren einzeln untersucht wurden, sowie die unumstössliche Beobachtungstatsache, dass alte, verfaulte Zuchten die Deutonymphenbildung fördern, zwingen uns zur Annahme, dass die erwähnten Faktoren nicht einzeln, sondern nur in Kombinationen wirksam sind. So deuten z.B. die folgenden zwei Beobachtungen darauf hin, dass Futtermangel innerhalb enger Grenzen doch eine Rolle spielen könnte: Zuchten mit einem hohen Prozentsatz an Deutonymphen zeigen manchmal eine leichte Verzögerung der Entwicklung; Faulhefezuchten mit zusätzliche Frischhefe ergeben etwas weniger Deutonymphen als solche, welche nur verfaulte Hefe enthalten. Andere Beobachtungen lassen vermuten, dass die Milben selbst z.B. im Speichel Stoffe absondern könnten, welche das Futter im postulierten Sinne verändern würden, eine Hypothese, die experimentell schwierig zu überprüfen ist. Es muss die Aufgabe weiterer Untersuchungen sein, die Wirkung von Faktorenkombinationen abzuklären.

Als „günstige“ Umweltsbedingung, welche den zweiten Schritt (Deutonymphe zu Tritonymphe) auszulösen vermag, müssen wir das Vorhandensein von hochqualitativem Futter in grossen Mengen (Hefemastfutter) ansprechen. Die auslösenden Reize wirken via Geruchsorgan auf die Deutonymphe. Die weitere Analyse ergab eine fördernde Wirkung des Wachstumsvitamins B₂ (Lactoflavin), während B₁ in reiner Form wirkungslos, in Verbindung mit unbestimmten Hüllsubstanzen (Bénerva-Tabletten) aber wie Hefemastfutter wirkt. Feuchtigkeitserhöhung ist ohne Einfluss.

Von besonders grossem Interesse ist hier die Tatsache, dass durch geruchliche Fernwirkung ein entwicklungsphysiologischer Vorgang ausgelöst werden kann. Es ist denkbar, dass die von den Riechkolben ins Zentralnervensystem geleiteten Erregungen die Ausschüttung von Häutungshormonen bewirken.

Noch einmal müssen wir auf MICHAEL zurückkommen. Seine Beobachtung, dass selbst unter optimalen Bedingungen Hypopoden auftreten, auf Grund derer er einen exogenen Einfluss auf die Deutonymphenbildung verneint, ist richtig. Selbst auf reiner, frischer Hefe durchlaufen bei *H. laboratorium* einzelne Individuen das Wandernymphenstadium. Auch H. SCHULZE (1924 b) fand, dass bei *Caloglyphus mycophagus* plötzlich während zweier Monate auch unter den günstigsten Zuchtbedingungen Deutonymphen auftraten. Schon die Tatsache, dass bei *H. laboratorium* und bei anderen Milben immer Deutonymphen zu finden sind, dass lediglich der Prozentsatz unter verschiedenen Bedingungen unterschiedlich ist, zeigt, dass nicht nur Aussen-

faktoren für die Ausbildung der Deutonymphe verantwortlich sind, sondern dass auch innere, genetische Faktoren mitspielen. Nicht nur die einzelnen Spezies sind durch unterschiedlichen Grad in der Ausbildung der Deutonymphen charakterisiert (S. 130), auch die Individuen einer einzelnen Art zeigen alle Übergänge. Ob eine Art durch sehr häufiges Vorkommen der Deutonymphe oder durch nur sporadisches Auftreten des Hypopus charakterisiert ist, hängt von dem durchschnittlichen Verhalten der Einzeltiere ab, ist aber für das Individuum nicht verbindlich. Die Individuen sind in ihrer genetischen Konstitution — wir meinen damit hauptsächlich die Erbfaktoren, welche die Ontogenese bestimmen — nicht einheitlich. Das manifestiert sich auch in der grossen Variabilität der Entwicklungszeiten (S. 116). Wie diese genetische Verschiedenheit im einzelnen beschaffen ist, entzieht sich unseren Kenntnissen. Wahrscheinlich gibt es als Extreme Individuen, die ihrem Genotyp gemäss das Deutonymphenstadium durchlaufen müssen, und andere, welche die Fähigkeit der Deutonymphenbildung verloren haben. Beispiele dafür bieten jene Arten, die ausnahmslos den einen oder andern Zustand repräsentieren (S. 131). Allgemeiner könnte man auch sagen, dass der Schwellenwert für die exogenen Faktoren bei den einzelnen Individuen verschieden hoch liege, so dass bei den einen Individuen immer eine positive Reaktion einträte, bei anderen die Schwelle überhaupt nie erreicht würde.

Die Folgerung, dass auch innere Faktoren bei der Ausbildung der Deutonymphe eine Rolle spielen, hat sich uns schon zu Beginn unserer Untersuchungen aufgedrängt und hat dann ihre Bestätigung und Unterstützung in den Publikationen von HANNA SCHULZE gefunden.

H. SCHULZE unterscheidet bei *Caloglyphus mycophagus* Hypopoden aus innerer Anlage (Typus A) und solche, die durch äussere Einflüsse „erzwungen“ werden (Typus B). Die Individuen lassen ihre Zugehörigkeit zu einem der beiden Typen schon auf dem Protonymphenstadium erkennen. Die Protonymphen, welche „freiwillige“ Hypopoden liefern werden (A), sind von breitem Körperbau, diejenigen des Typus B weisen eine schmale, nach cranial verjüngte Form auf. Die ersteren benötigen für den Torpor 2—3 Tage, die letzteren dagegen 1—3 Wochen. Die Gestaltsmodifikation der Adulti (S. 134), die bei *H. laboratorium* nach Säureversuchen beobachtet wurde, stellt kein entsprechendes Phänomen bei unserem Untersuchungsobjekt dar; auch wurden keine unterschiedlichen Torporzeiten festgestellt.

Es ist auch denkbar, dass ein Teil der inneren Faktoren, welche zur Bildung von „Spontan-Deutonymphen“ führen, nicht genetischer sondern physiologischer Natur ist. Es liegen aber nur einzelne, vage, hierauf bezügliche Beobachtungen vor, weshalb die Frage des inneren Milieus hier nicht weiter diskutiert werden soll.

Zusammenfassend kann also gesagt werden, dass die

Bildung und Weiterentwicklung der Deutonymphe weitgehend durch die Umwelt gesteuert werden kann, dass aber bei der Bildung des Hypopus auch innere Faktoren genetischer, eventuell auch physiologischer Natur von Bedeutung sind.

VII. DIE BEDEUTUNG DER VENTRALORGANE.

A. DES VERHALTEN GEGENÜBER SILBERNITRAT.

Wie schon bei der Besprechung der Morphologie erwähnt worden ist, besitzen die Milben der Unterfamilie der *Anoetinae* zwei Paar ring- bis schuhsohlenförmige Chitinstrukturen (S. 80; Abb. 3 a, 4 a). Sie wurden bisher in der Literatur zuerst als Saugnäpfe, später als Organe unbekannter Funktion bezeichnet (VITZTHUM 1929). Zudem werden sie als diagnostisches Merkmal verwendet.

Es hat sich im Laufe der Untersuchungen gezeigt, dass die Grösse, die Form und zum Teil auch die Lage dieser Chitinstrukturen stark variabel sind. Besonders auffällig wurden diese Variationen, als in einer wässrigen Zucht Milben mit extrem grossen und sehr schwach gelblich gefärbten Ventralorganen auftraten (Abb. 50). Leider wurden solche Extremfälle nachher nicht mehr gefunden und konnten auch experimentell nicht in diesem Ausmass erzeugt werden. Immerhin haben sie den Anstoss zu den folgenden Untersuchungen gegeben.

Bei genauer mikroskopischer Untersuchung der erwähnten Riesenformen am lebenden Tier konnte innerhalb des Walles eine äusserst feine Struktur der Cuticula nachgewiesen werden (Abb. 51), die der übrigen Körperoberfläche fehlt. Dieser Befund und die erwähnten Variationen legen die Vermutung nahe, dass es sich bei den Ventralringen nicht einfach um bedeutungslose Oberflächenstrukturen handeln könnte.

Beim Baden der Milben in verdünnter Silbernitratlösung werden die Ventralorgane braun bis schwarz gefärbt. Bei längerer Einwirkung werden allmählich auch die darunter liegenden Eingeweide diffus bräunlich getönt, wobei eine langsame Ausbreitung dieser Färbung nach allen Richtungen beobachtet werden kann. Zugleich kann auch eine solche Bräunung im Bereiche der beiden grossen Körperöffnungen, Tokostom („Vulva“) und After, auftreten, ausserdem werden auch die Kotballen im Colon und Rectum gefärbt. Bleiben die Milben 24 Stunden oder länger in der Silbernitratlösung, so wird in der Regel schliesslich das ganze Innere unregelmässig bräunlich gefärbt, während das Ventralorgan völlig schwarz, die übrige Cuticula aber ungefärbt erscheint. Lediglich an der Körperoberfläche haftende Verun-



Abb. 50. Weibchen mit extrem grossen Ventralorganen.

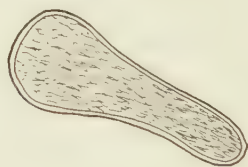


Abb. 51. Feinstruktur eines caudalen Ventralorganes eines Weibchens.

reinigungen können auch gebräunt werden und so eine stellenweise Färbung der Cuticula vortäuschen.

Um eine schnelle Färbung der Ventralorgane zu erreichen, werden Lösungen bis 10 % AgNO_3 verwendet. Aber auch stark verdünnte Lösungen (bis 0,01 %) führen zu Bräunungen, selbst wenn die Behandlung nur zwei bis fünf Minuten währt oder nur in einem kurz dauernden Eintauchen besteht, d.h. noch vor dem Sichtbarwerden der ersten Färbung abgebrochen wird. Alle mit AgNO_3 behandelten Milben sterben nach kurzer Zeit, spätestens nach einigen Stunden.

Bemerkenswert ist, dass im Uterus von behandelten Weibchen befindliche Embryonen, die noch von der derben Eischale umgeben sind, auch nach Tagen keine Bräunung aufweisen und ihre volle Entwicklungsfähigkeit beibehalten. Das zeigen z.B. Embryonen, die vor dem Tode der Mutter nicht mehr abgelegt werden konnten. Sie bleiben im zerfallenden Mutterleib zurück, sprengen die Eischale und kriechen als Larven innerhalb der resistenten mütterlichen Cuticula herum, bis schliesslich auch diese zerfällt und sie auf diese Weise aus ihrem Gefängnis ins Freie gelangen. Auch schlüpfreife Embryonen, die aus toten Weibchen herauspräpariert werden, zeigen keine Schädigung durch das Silbernitrat.

Aus den angeführten Beobachtungen darf vorerst geschlossen werden, dass Ionen des AgNO_3 in den Milbenkörper eindringen und dass dieses Eindringen bei den Ventralorganen besonders leicht vor sich geht, während die übrige Cuticula undurchlässig ist.

Es stellen sich nun zwei Fragen: 1. Welche Funktion erfüllen die Ventralorgane und 2. Auf welchen Vorgängen beruht die Schwärzung der Ventralorgane?

B. DIE VENTRALRINGE ALS ORGANE DER OSMOREGULATION.

I. Fälle von extrarenaler Osmoregulation.

GLOOR und CHEN (1950) fanden bei *Drosophilalarven* ein „Analorgan“, das mit verdünnten Silbernitratlösungen färbereich zur Darstellung gebracht werden kann. Die unter den plattenförmigen Cuticulafeldern befindliche Hypodermis zeigt besondere, stark vergrößerte Zellen. Da ein bestimmter Prozentsatz der Larven die Behandlung mit AgNO_3 überlebte, konnte an diesen Tieren nachgewiesen werden, dass es sich bei den Analorganen um Osmoregulatoren handelt. Larven mit imprägnierten Analorganen wurden verschiedenen Salzkonzentrationen ausgesetzt und nach einer gewissen Zeit der Chloridgehalt ihrer Haemolymphe bestimmt. Dabei zeigte es sich, dass die bei den unbehandelten Kontrolltieren in bestimmtem Bereiche vorhandene Regulation nicht mehr spielte. Daraus kann der Schluss gezogen werden, dass die Analorgane befähigt sind, aus dem umgebenden wässrigen Medium Ionen aufzunehmen. WHEELER (1947) fand nach Verfütterung von radioaktivem Jod eine besonders starke Jodanreicherung in den Hypodermiszellen des von GLOOR und CHEN untersuchten Analorganes.

Ausserdem ist bekannt, dass die wasserlebenden Larven vieler Insekten Analpapillen oder „Analkiemen“ besitzen, welche ebenfalls für die Osmoregulation von Bedeutung sind. KOCH konnte 1938 zeigen, dass die Analpapillen aus schwach konzentrierten Lösungen Chloride absorbieren. WIGGLESWORTH (cit. MARTINI 1923) beobachtete bei *Aedes*- und *Chironomuslarven* eine Vergrößerung der Analpapillen in destilliertem Wasser, eine Verkleinerung in Leitungswasser, welche in 0,45 % Kochsalzlösung noch verstärkt wurde. Nach KROGH (1939) funktionieren die Analpapillen auf folgende Weise: Die Malpighischen Gefässe sondern einen hochkonzentrierten Urin ab. Die dabei freigesetzten Ionen werden durch die Analpapillen sofort wieder resorbiert. Die übrige Körperoberfläche vermag im wesentlichen nur Wasser aufzunehmen. So erklärt es sich, dass die Analpapillen im Süßwasser kräftig, im Brackwasser schwach ausgebildet werden.

Selbst bei Fischen wurden extrarenale Organe für die Osmoregulation festgestellt. So gilt z.B. heute als erwiesen, dass die Kiemen von *Anguilla vulgaris* Chloride ausscheiden (SMITH 1930, KEYS 1933). KROGH (1937) konnte dann zeigen, dass auch umgekehrt Süßwasserfische aus verdünnten Salzlösungen Chlorionen absorbieren können. GETMAN (1950) und COPELAND (1948, 1950) untersuchten die chloridausscheidenden extrarenalen Regionen histologisch. Sie stellten bei *Anguilla rostrata* und dem ebenfalls euryhyalinen *Fundulus heteroclitus* besondere „Chloridzellen“ fest und untersuchten deren Veränderungen bei Fischen, die an verschiedene Salzkonzentrationen adaptiert waren. Im Normalfalle besteht die Funktion dieser Zellen in der Ausscheidung über-

schüssiger Ionen, doch glaubt COPELAND (1948) auf Grund vorläufiger Befunde, dass sie auch zur Ionenaufnahme befähigt sind.

2. Untersuchungen an *H. laboratorium*.

Die Vermutung lag nahe, es könnte sich bei den Ventralringen von *H. laboratorium* um analoge Organe handeln. Die Prüfung dieser Vermutung stösst aber auf Schwierigkeiten. Histologisch konnten keine Besonderheiten festgestellt werden. Da es aber nicht gelang, in allen Teilen einwandfreie Schnittpräparate herzustellen, darf aus diesem negativen Befund nicht auf das Fehlen besonderer Differenzierungen der Hypodermis geschlossen werden. Eine direkte, experimentelle Untersuchung, wie sie GLOOR und CHEN auf dem Wege der chemischen Exstirpation der Analorgane bei *Drosophila* ausführten, scheitert in erster Linie an der Letalität der mit Silbernitrat behandelten Milben. Zudem bietet die Chloridbestimmung der Haemolymphe wegen der Kleinheit des Objektes, wegen den Guaninkristallen der Speicherniere und wegen der äusserst wässrigen Konsistenz der Organe grosse technische Schwierigkeiten. Es wurden deshalb indirekte Methoden verwendet.

a) Silbernitrat-Experimente.

Die schon erwähnten Befunde der AgNO_3 -Behandlung zeigen, dass es sich bei den Ventralorganen um Stellen erhöhter passiver Durchlässigkeit handelt. Dafür spricht besonders die Tatsache, dass auch die Ventralorgane toter Milben mit Silbernitrat zur Darstellung gebracht werden können, wobei sich die gleichen Vorgänge abspielen wie beim lebenden Tier. Die Frage, ob die Ventralorgane auch Stellen aktiver Resorptions- und Regulationsfähigkeit darstellen, sollen die folgenden Versuche beantworten.

b) Chlorid-Experimente.

Die Funktion als osmoregulatorisches Organ wurde am Beispiel der Chlorid-Ionen geprüft.

Versuch 1a: Die Milben werden in eine 5 % bzw. 10 % Kochsalzlösung eingelegt. Diese stark hypertonen Lösungen wirken nach 15 bis 25 Minuten tödlich. Nach 1 bis 24 Stunden werden die Tiere nach gründlichem, kurzem Abspülen in destilliertem Wasser in die Silbernitratlösung gebracht. Verschiedene Konzentrationen der AgNO_3 -Lösung beeinflussen lediglich die Geschwindigkeit des nun folgenden Ablaufes. Sofort beginnt ein weisser Niederschlag aus den Ventralorganen heraus zu quellen, in sehr geringem Masse auch aus dem After und zum Teil aus dem Tokostom. Diese aus AgCl bestehenden Quellkuppen färben sich nach einiger Zeit bräunlich. Werden die Tiere vor dem Eintauchen nicht genügend gespült, so

reagiert die noch der Körperoberfläche anhaftende NaCl-Lösung ebenfalls sofort mit dem AgNO_3 unter Bildung des AgCl-Niederschlags.

Dieses Ergebnis demonstriert nochmals die passive Durchlässigkeit der Ventralringe und beruht offenbar auf folgenden Vorgängen: Bei genügend langer Einwirkung wird der ganze Milbenkörper von der hypertonen Kochsalzlösung völlig durchtränkt, nachdem das Innere infolge des zuerst einsetzenden starken Wasserentzuges stark geschrumpft ist. Beim Einlegen in die hypotonische Silbernitratlösung dringt die Kochsalzlösung oder zum mindesten die Cl-Ionen an den durchlässigen Stellen nach aussen, wo sofort die chemische Umsetzung der beiden Lösungen stattfindet. Gleichzeitig ist zu erwarten, dass der hypertone Milbenkörper rasch Wasser aufsaugen wird. Das scheint tatsächlich der Fall zu sein. Bei Milben, die in Seitenlage in der Silbernitratlösung liegen, kann mit dem Mikroskop bei Auflicht an Hand feiner Verunreinigungen eine Strömung aus allen Richtungen auf die Bauchseite zu gesehen werden. Ich glaube nicht, dass es sich dabei lediglich um Konvektionsströmungen handelt, die durch den Ersatz des an den Ventralringen umgesetzten Silbernitrates bedingt sind.

Versuch 1 b: Der gleiche Versuch kann mit Milben ausgeführt werden, die nicht in die Kochsalzlösung eingelegt, sondern auf Futterböden gesetzt worden sind, die 5 % bzw. 10 % NaCl enthalten. Die Hypertonie des Futters wird ebenfalls nicht ertragen, sodass die Milben, vor allem auf dem 10 %-NaCl-Futter zum Teil schon nach wenigen Minuten sterben. Beim Übertragen in die Silbernitratlösung entstehen wiederum die Quellschümpen aus AgCl, und zwar auch bei Individuen, die — durch ununterbrochene, direkte Beobachtung festgestellt — auf den Salzböden nicht gefressen haben.

Versuch 2 a: Lebende und tote Milben werden je während 10 bis 20 Minuten in 10 %-NaCl-Lösung eingelegt und hierauf in die Silbernitratlösung übertragen. Da diese Konzentration erst nach 15 bis 25 Minuten den Tod der Versuchstiere herbeiführt, andererseits aber eine genügend starke Hypertonie aufweist, um in der gewählten Zeitspanne von 10 bis 20 Minuten in ausreichenden Mengen in die Milben einzudringen, ist es möglich, die am Anfang des Experimentes noch lebenden Milben tatsächlich während der ganzen Versuchsdauer am Leben zu erhalten. Wir können dabei folgende Ergebnisse registrieren: Die toten Tiere zeigen das uns schon bekannte Hervorquellen des weissen Silberchloridniederschlags, bei den lebenden Milben werden aber die Ventralringe auf die uns ebenfalls bekannte Weise braun gefärbt. Die toten wie die lebenden Milben sind also während der gleichen Zeit derselben hohen Chloridkonzentration ausgesetzt gewesen, aber nur die toten Tiere sind während dieser Zeitspanne von den Chlor-Ionen überflutet worden, während den lebenden Milben eine Regulation ihres Chloridspiegels in gewissem Rah-

men gelungen ist. Die Lebenstätigkeit wirkt sich in diesem Falle als Hemmung des Ioneneintrittes durch die Ventralorgane aus.

Versuch 2 b: Bei lebenden Milben werden zuerst die Ventralorgane durch Silbernitrat leicht imprägniert, bevor sie der im Versuch 2 a beschriebenen Behandlung mit stark hypertonischen Kochsalzlösungen unterworfen werden. Dieser Versuch kann nur mit den widerstandsfähigsten Individuen durchgeführt werden, denn zu den Schädigungen durch die hypertonische NaCl-Lösung gesellt sich die ebenfalls tödliche Wirkung des AgNO_3 . Diese Versuchsgruppe zeigt nun folgendes: Unmittelbar nach dem Einlegen in die 10 % NaCl-Lösung sterben die imprägnierten Tiere, während Kontrolltiere in Wasser noch weiterleben. Bei der Weiterbehandlung verhalten sich dann die imprägnierten Tiere wie die von Anfang an toten Milben, d.h. sie bilden weisse Quellkuppen. Damit ist gezeigt, dass durch die Silberimprägnation die osmoregulatorische Funktion der Ventralorgane ausgeschaltet wird. GLOOR und CHEN (1950) konnten mit Hilfe der direkten Chloridbestimmung bei *Drosophila*larven ein analoges Versagen der imprägnierten Analorgane zeigen.

c) Die Todesursache nach Silbernitrat-Behandlung.

Die Frage, ob das Eintreten des Todes nach AgNO_3 -Behandlung auf dem Ausfall der Osmoregulatoren oder auf einer allgemeinen Schädigung des Organismus durch die giftige Substanz beruht, muss nach unseren Befunden folgendermassen beantwortet werden.

Im eben erwähnten Versuch 2 b ist die Ausschaltung der Ventralorgane die primäre Todesursache. Die imprägnierten Milben sterben unmittelbar nach der Übertragung in 10 % NaCl. Diese starke Hypertonie, welche infolge des Ausfalles des Regulationsmechanismus unvermindert auf den Körper einzuwirken vermag, ist die sekundäre Ursache des schnellen Sterbens. Nicht nur die ins Wasser verbrachten Kontrolltiere, sondern auch in der Silbernitratlösung gelassene Milben bleiben länger am Leben, trotzdem im letzteren Falle sicher auch eine Hypertonie vorliegt. Dieser scheinbare Widerspruch lässt sich leicht erklären: Eine 10 % NaCl-Lösung ist etwa drei mal so stark osmotisch wirksam wie eine gleichprozentige AgNO_3 -Lösung, da sich die Äquivalentgewichte von NaCl und AgNO_3 wie 1:3 verhalten. Die Silbernitratlösung ist also dem Milbenkörper gegenüber weniger hypertonisch als eine gleichkonzentrierte Kochsalzlösung.

Werden Milben mit imprägnierten Ventralorganen in isotonische, physiologische Kochsalzlösung verbracht, so sterben sie auch. Das zeigt, dass eine direkte tödliche Schädigung des Organismus durch das AgNO_3 ebenfalls stattgefunden hat, denn die Ausschaltung der Ventralorgane ist in der physiologischen Kochsalzlösung, in welcher ja keine Osmoregulation notwendig wird, bedeutungslos.

Beide Todesursachen — Ausfall der Osmoregulatoren und allgemeine Schädigung des Organismus — sind also nebeneinander wirksam. Welche von beiden im konkreten Einzelfall schneller wirkt, also als primär anzusehen ist, wird durch die jeweils vorliegenden Umstände entschieden. Da Isotonie zwischen Milbe und Futtermedium sehr selten auftreten dürfte, ist in der überwiegenden Anzahl der Fälle die Blockierung der Ventralorgane als primäre Todesursache anzunehmen. Sekundär tritt

dann eine allgemeine Vergiftung oder eine Störung des Wasserhaushaltes infolge Hyper- bzw. Hypotonie des Futtermediums ein.

d) *Organgrösse und Salzkonzentration.*

Wenn es sich bei den Ventralringen tatsächlich um osmoregulatorische Organe handelt, muss angenommen werden, dass unter Umständen durch verschiedene Salzkonzentrationen eine Grössenänderung der Bauchringe erzielt werden könnte, wie das bei den Analpapillen wasserlebender Insektenlarven geschehen ist. Die am Anfang erwähnte Zufallsbeobachtung über die Grössenvariation der Ventralorgane deutet bereits in dieser Richtung.

Bei adulten Milben kann auf keine Art und Weise eine Vergrösserung oder Verkleinerung der Organe erzielt werden. Dies ist eigentlich zu erwarten, handelt es sich doch bei den Ventralorganen um Felder, die von einem massiven Cuticulawall begrenzt werden. In anderem Zusammenhang ausgeführte Messungen haben gezeigt, dass die Körpergrösse von *H. laboratorium* wohl starke Schwankungen zeigen kann, dass dabei aber die stark chitinisierten Teile wie Gnathosoma und die Beinglieder ihre feste, erblich fixierte Länge behalten. Lediglich die farblose, durchsichtige, relativ dünne Körpercuticula scheint einer gewissen Dehnung oder eines beschränkten Flächenwachstumes fähig zu sein. Die konstant bleibenden Proportionen werden bei jeder Häutung festgelegt.

Wenn also eine Veränderung der Ventralorgane erzielt werden soll, muss auf die Ontogenese eingewirkt werden. Zu diesem Zwecke wurden vier bzw. fünf verschiedene Nährböden verwendet. Pulverisierter Davis-Agar wurde unter Beigabe von Bäckerhefe in verschiedenen Kochsalzlösungen aufgelöst und zwar

Boden A	in	Aqua	destillata		
Boden B	„	0,9	%	NaCl-Lösung	
Boden C ₁	„	2	%	„	„
Boden C ₂	„	3	%	„	„
Boden D	„	10	%	„	„

Bei diesen Angaben handelt es sich um die Konzentrationen der Ausgangslösungen. Es wird damit nicht gesagt, dass die in den fertigen Agarböden osmotisch wirksamen Salzkonzentrationen genau die gleichen seien, da ein Teil der Ionen irgendwie gebunden werden könnte. Besonders der Boden A wird kaum absolut salzfrei sein, da z.B. in der beigefügten Hefe Spuren von Salzen vorhanden sind. Das hat aber auf die Bewertung der Experimente keinen Einfluss, da es lediglich auf relative und nicht auf absolute Werte ankommt.

Die Konzentration des Bodens D liegt weit ausserhalb der biologischen Grenzen. Die eingesetzten Milben zeigen sehr bald starke Schrumpfungen und die ersten Milben sterben schon nach 10 Minuten. Nach einer Stunde sind keine mehr am Leben, ausgenommen die Deutonymphen (ausser dem Mund fehlen ihnen auch die Ventralorgane). Die Konzentration des Bodens C₂ liegt

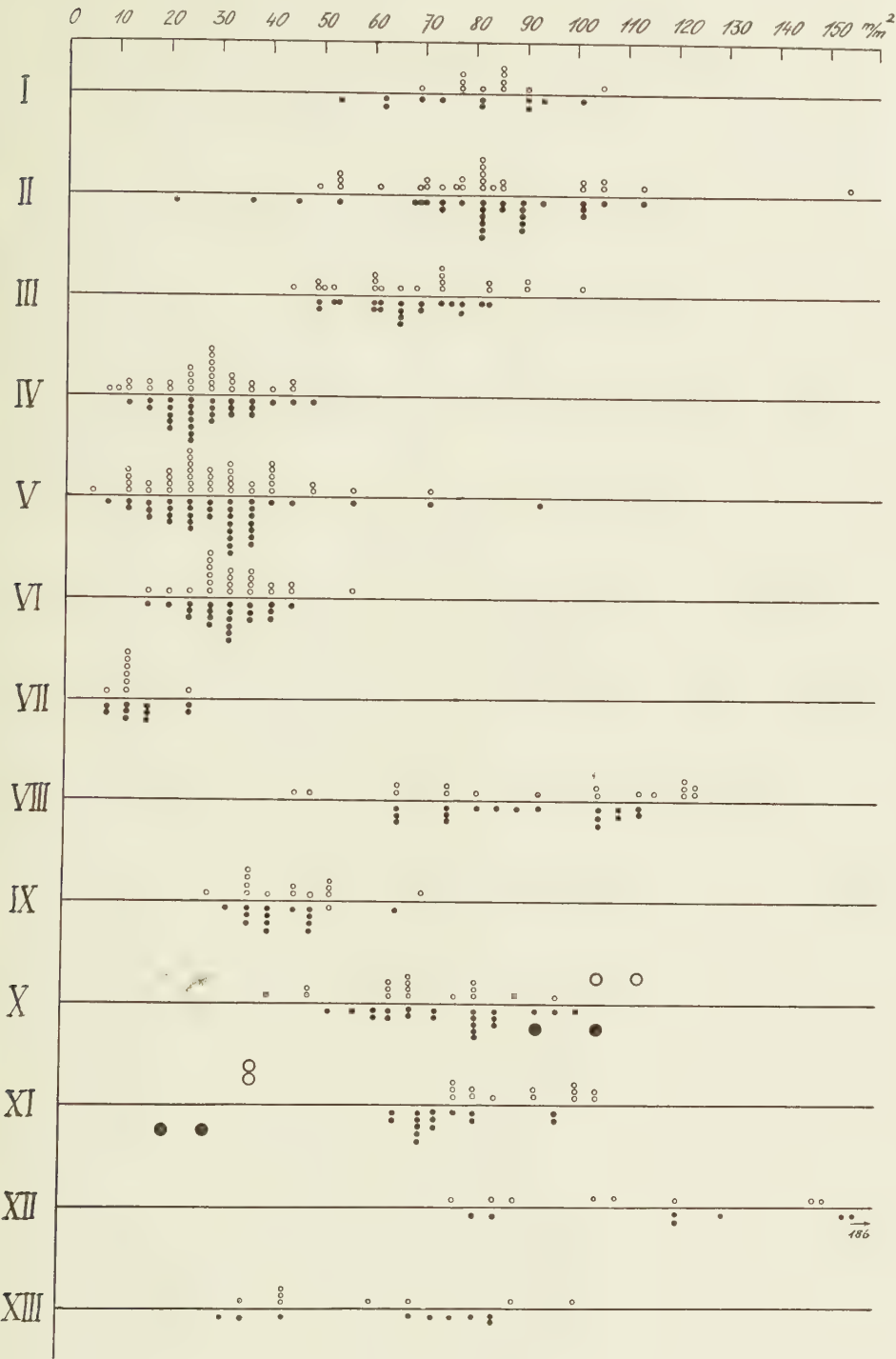
gerade an der Grenze des Erträglichen; ein kleiner Teil der eingesetzten Milben bleibt am Leben. Die auf die Böden A, B und C₁ gesetzten Milben entwickeln sich normal.

Für die Versuche wurden mehrere Dutzend Adulti während eines Tages zur Eiablage auf den erwähnten Böden gelassen. Die jungen Milben wurden während ihrer Entwicklung zweimal auf frische Böden umgesetzt, um eine unkontrollierbare Veränderung des Nährmediums durch einsetzende Fäulnisprozesse zu verhindern.

Bei der Zusammenstellung der Ergebnisse in Abb. 52 sind der Übersichtlichkeit halber nur die Weibchen berücksichtigt. Die Männchen zeigen die gleichen Verhältnisse, wobei lediglich alle Werte etwas tiefer liegen und die Unterschiede etwas weniger ausgeprägt sind. Die mittels eines Prismas hergestellten Zeichnungen der Ventralorgane wurden mit einem Planimeter ausgemessen. Oberhalb des waagrechten Striches sind die Massgrössen der cranialen, unterhalb des Striches diejenigen der caudalen Bauchringe in mm² aufgetragen. Jeder Punkt repräsentiert einen einzelnen Bauchring. I zeigt die Verhältnisse der für die Versuche II—IV verwendeten Adulti. II und III veranschaulichen die Organgrössen von Milben, die sich auf dem Boden A entwickelt haben; die Ergebnisse zweier Zuchtschalen werden getrennt dargestellt. IV—VI demonstrieren die Ergebnisse bei verschiedenen Salzkonzentrationen. Es zeigt sich nun mit aller Deutlichkeit, dass im extrem salzarmen Milieu die Ventralorgane viel grösser ausgebildet werden als in Medien, die einen normalen Salzgehalt oder Ionenüberfluss zeigen. Die für die Ionenresorption wirksame Fläche wird also wie erwartet stark vergrössert. Die auf diese Weise erzielten Organgrössen erreichen, wie schon erwähnt, die früher beobachteten Maximalwerte nicht. Leider wurden diese damals nicht mit der hier angewendeten Methode ausgemessen, doch zeigen die in Zeile XII dargestellten Werte aus einer wässrigen Zucht, dass noch grössere Bauchringe durchaus möglich sind und tatsächlich auch ausgebildet werden.

Abb. 52. Flächenentwicklung der Ventralorgane von Weibchen unter verschiedenen Ausbedingungen I. Die Grössenangaben in mm² beziehen sich auf die ausgemessenen Zeichnungen. Oberhalb des Striches: craniale Ringe. Unterhalb des Striches: caudale Ringe.

I.	Ausgangsform für die Zuchten II—VI		
II.	Futterboden mit Aqua dest., Schale 1		
III.	" " " " " 2		
IV.	" " " 0,9 % NaCl		
V.	" " " 3 % "		
VI.	" " " 2 % "		
VII.	Ontogenese wie V, als Adulti wie II/III gehalten		
VIII.	Wässriger Futterboden		
IX.	Trockener Futterboden		
X.	Mutter (grosse Kreise)	grosse Ventralorgane	} gleiches Futter
XI.	" " (kleine)	kleine " "	
XII.	Wässrige Massenzucht		} gleichen Alters
XIII.	Trockene Massenzucht		



Proben aus trockenen und wässrigen Massenzuchten auf *Drosophila*-Standard-Futter (XII und XIII) bestätigen die frühere Beobachtung, dass auf wässrigem Futter relativ grössere Ventralorgane ausgebildet werden als auf trockenem Futter. Die experimentelle Überprüfung mit Agar-Hefe-Futter zeigte dasselbe (VIII und IX). Auch diese Beobachtung lässt sich mit Konzentrationsunterschieden freier, osmotisch wirksamer Ionen erklären. Das Wasser, das zum Teil durch die Fäulnis freigesetzt wird, zum grösseren Teil als Kondenswasser frisch dazu kommt, führt zu einer Verdünnung, zu einer Herabsetzung der Ionenkonzentration, was eine Vergrösserung der Ventralorgane nach sich zieht.

Zeile VII illustriert noch die Tatsache, dass einmal ausgebildete Ventralorgane nicht mehr geändert werden. Auf C_1 aufgezogene Milben werden als Adulti längere Zeit auf Böden des Typus A gehalten. Periodisch vorgenommene Stichproben ergaben keine Grössenveränderung der Organe.

Folgender Einwand muss noch entkräftigt werden. Es könnte sich bei den Milben mit grossen bzw. kleinen Ventralringen um verschiedene Rassen handeln, d.h. die Art der Ausbildung wäre erblich festgelegt. Gegen diese Ansicht sprechen zwei Befunde. Erstens wurden als Eierlieferanten für jede Versuchsschale Dutzende beliebiger Adulti verwendet, die sicher keine genetische Einheitlichkeit zeigten. Trotzdem ergaben sich in der Folgegeneration ganz klare Unterschiede (Abb. 52 II—VI). Zweitens zeigt das direkte Experiment, bei welchem nur die Nachkommen eines einzigen Weibchens untersucht wurden (X und XI), dass sich die Ringgrösse nur nach dem Salzgehalt und nicht nach der Abstammung richtet.

Selbstverständlich wurde auch die absolute Grösse der untersuchten Milben berücksichtigt. Bei den Milben, welche auf Boden A herangewachsen sind, handelt es sich keineswegs um Riesenformen (Abb. 53). Ihre Idiosomenlänge variiert genau gleich wie diejenige von Milben, die auf salzreichen Medien gehalten wurden zwischen $346\ \mu$ und $364\ \mu$. Ihre Ventralorgane sind nicht nur absolut, sondern auch relativ grösser als bei den Versuchstieren der Böden B und C.

Aus diesen Ergebnissen können wir zwei Schlüsse ziehen:

1. Die Ventralorgane sind tatsächlich Osmoregulatoren, welche durch verschiedene Salzkonzentrationen in ihrer Grössenausbildung beeinflusst werden können.
2. Die aktive Regulationstätigkeit beruht hauptsächlich (vielleicht ausschliesslich) auf Ionenresorption und nicht auf Ionenabgabe durch die Ventralorgane. Das folgt aus der Tatsache, dass die Ventralringe in hypotonischen Medien grösser, in hypertotonischer Umgebung kleiner ausgebildet werden.

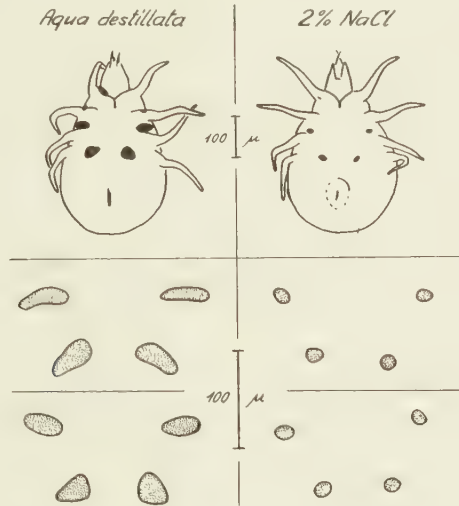


Abb. 53. Abhängigkeit der Ventralorgane vom Chloridgehalt des Zuchtmediums. Bei gleicher Körpergrösse werden die Ventralorgane auf salzarmem Medium grösser ausgebildet als auf salzreichem Futterboden. Die Milbe aus der Aqua dest.-Zucht zeigt accessorische Bauchringe.

e) Zucker-Experimente.

Ähnliche Versuche wie diejenigen mit NaCl wurden mit Zucker durchgeführt. Zum üblichen Agar-Hefe-Futter wurden verschiedene Mengen Zucker (bis 30 %) beigegeben, während andere Zuchten zuckerfrei blieben. Da nur tote Hefe verwendet wurde, änderte sich während des Versuches die Ausgangskonzentration nicht. Die auf solchen Böden aufgezogenen Milben zeigen aber keine Grössenunterschiede der Ventralorgane (Abb. 54).

Stark hypertonische Zuckerböden wirken tödlich. Bereits die noch lebenden Tiere verlieren einen Teil ihres Körperwassers und schrumpfen. Die toten Tiere fallen dann völlig zusammen, während sie sonst tagelang ihre pralle Fülle behalten. Genügend hoher Zuckergehalt führt auch zum Tode der Deutonymphen (S. 172).

C. DER IMPRÄGNIERUNGSVORGANG.

Verschiedene Beobachtungen zeigen, dass es sich bei der Darstellung der Ventralorgane durch Silbernitrat um eine Silberimprägnation handelt.

1. Einfluss des Lichtes.

Wie zu Beginn dieses Kapitels erwähnt wurde, tritt eine Färbung auch dann ein, wenn die Behandlung während oder sogar vor Erscheinen der ersten Bräunung abgebrochen wird und die Milben durch Waschen in destilliertem Wasser von anhaftenden AgNO_3 -Resten befreit werden. Das ist aber nur der Fall, wenn die Tiere dem Lichte ausgesetzt sind. Je intensiver das Licht ist, umso schneller vollzieht sich der Vorgang. Im Dunkel gehaltene Tiere zeigen selbst nach Stunden keine Imprägnation, ins Licht zurückversetzt, tritt diese

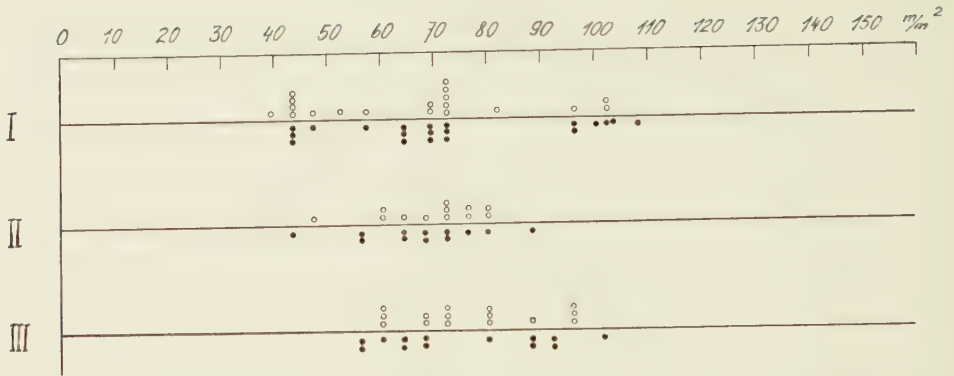


Abb. 54. Flächenentwicklung der Ventralorgane von Weibchen unter verschiedenen Aussehenbedingungen II. Die Grössenangaben in mm^2 beziehen sich auf die ausgemessenen Zeichnungen. Oberhalb des Striches: craniale Ringe. Unterhalb des Striches: caudale Ringe.

I. Ausgangsformen für die Zuchten II—III

II. Zuckerfreier Agarboden

III. Zuckerhaltiger Agarboden.

aber mit der gewohnten Geschwindigkeit ein. Werden Milben, die erst eine schwache Färbung zeigen, ins Dunkel gebracht, so behalten sie diese Färbung bei; erst wenn sie wieder dem Lichte ausgesetzt werden, vollzieht sich die Intensivierung über dunkelbraun bis schwarz. Genau dasselbe zeigen die weit- aus grösseren Analorgane der Drosophilalarven: Einwirkung von Silber- nitrat im Dunkeln erzeugt lediglich einen leichten weissen Belag, der sich erst im Lichte zu bräunen beginnt. Dabei entsteht zuerst ein leichter rötlicher Schimmer, der sich über alle Zwischenstufen von gelb und braun schliesslich in eine dichte, schwarze, glänzen-Kruste umwandelt.

2. Oberflächliche Krustenbildung.

Der schwarze Belag bildet sich an der Oberfläche der Cuticula. Durch Kratzen mit feinen Präpariernadeln kann er stückweise entfernt werden. Beim Mazerieren mit heisser Kalilauge und mit Milchsäure wird der Belag nur schwer und schollenweise abgelöst.

3. Unentbehrlichkeit der Hypodermis.

Eine Imprägnation tritt nur dann ein, wenn die Cuticula in unmittelbarer Verbindung mit der Hypodermis steht. Milben, die in heisser Milchsäure mazeriert werden, bei denen also nur noch das Cuticularskelett vorhanden ist, verlieren die Färbbarkeit der Ventralringe. Individuen, bei denen im Innern der Verwesungsprozess schon weit fortgeschritten ist, zeigen ebenfalls herab- gesetzte Färbbarkeit: bei Einwirkung von 5 % AgNO_3 tritt nach 10 Minuten erst bei 1 % der Tiere eine beginnende Imprägnation ein.

4. Diskussion.

Bei der Anfärbung der Ventralorgane mit AgNO_3 spielen sich zwei Vorgänge ab: 1. Bildung des weissen AgCl -Niederschlages, 2. Bräunung des Niederschlages infolge Reduktion des AgCl zu Ag .

Die angeführten Beobachtungen deuten darauf hin, dass auch bei *H. laboratorium* die unter der Cuticula der Ventralringe gelegene Hypodermis besondere, histologisch allerdings nicht nachgewiesene Zellen ausbildet, die den von GETMAN und COPELAND an Fischen beschriebenen „Chloridzellen“ entsprechen. GLOOR und CHEN fanden bei Drosophilalarven ebenfalls besonders gestaltete Zellen. In diesen Chloridzellen sind Chlor-Ionen angehäuft. Die darüber befindliche Cuticula muss sehr durchlässig sein. Bei der Einwirkung von Silbernitrat kommt es in den Zellen zur Bildung des unlöslichen Silberchlorides. Diese Annahme erhält eine starke Stütze durch die Feststellung von GLOOR und CHEN, wonach bei Drosophilalarven nach Silbernitratbehandlung im Plasma der Analorganzellen dunkle Granula auftreten, die besonders häufig in dem der Cuticula gegenüberliegenden Plasmasaum sind. Die Ausbildung eines solchen Niederschlages führt zu einer sofortigen Auflösung der plasmatischen Intimstruktur. Das bedeutet aber nichts anderes als eine Herabsetzung oder Zerstörung der Funktionstüchtigkeit der betroffenen Zellen.

Die Ausbildung der oberflächlichen Kruste kommt so zustande, dass die in und auf der Cuticula liegenden Chlor-Ionen ebenfalls mit dem Silbernitrat reagieren, wobei es zu einem ständigen Ersatz der Ionen aus den Chloridzellen kommt.

Das Verhalten der mazerierten Milben, bei denen ausser den Chloridzellen auch die in der Cuticula befindlichen Chlor-Ionen herausgelöst worden sind, zeigt, dass es sich bei der Imprägnierbarkeit nicht um eine Eigenschaft der Cuticula allein handelt. Bei verwesenden Milben kann es bei starkem Zerfall der Chloridzellen höchstens noch zu einer schwachen Färbung der Ventralorgane kommen.

Die Reduktion zu elementarem Silber kann durch Reduktionsmittel oder durch das Licht erfolgen. In lebenden und toten Zellen sind reduzierende Stoffe, z.B. Aldehyde immer vorhanden. Die Reduktion bei der Imprägnation beruht aber nur zum kleinsten Teil auf der Einwirkung reduzierender Zellbestandteile. Die Reduktion von AgCl durch das Licht kann im Reagensglas gezeigt werden. Ein solcher in-vitro-Versuch benötigt aber eine doppelt so grosse Zeitspanne, um die gleiche Bräunung zu erreichen wie die Ventralorgane. Diese raschere Reduktion durch die Milben kann nicht auf einer zusätzlichen Wirkung reduzierender Zellsubstanzen beruhen, denn sonst müsste bei den im Dunkel gehaltenen Tieren mit der Zeit mindestens eine schwache Bräunung auftreten. Viel wahrscheinlicher scheint das Vorhandensein eines Sensibilisators in den Zellen. Nach einer nicht zu kurzen AgNO_3 -Behandlung



Abb. 55. Extreme Lagevariation der Ventralringe bei einem Männchen.

entsteht bei genügend langer Lichteinwirkung schliesslich ein völlig schwarzer Silberspiegel.

D. ZAHL- UND LAGEVARIATIONEN DER VENTRALRINGE.

Leichte Asymmetrien in der Anordnung der Ventralorgane sind relativ häufig (Abb. 4a). Eine sehr starke Verschiebung eines der hinteren Ringe wurde bei einem Männchen konstatiert, bei welchem sich der craniale und der caudale Ring der einen Seite berührten (Abb. 55).

Bei der Imprägnation mit Silbernitrat wurden einige Male zusätzliche Ventralringe beobachtet. Diese liegen an homologer Stelle cranial der Coxae II und sogar Coxae I, also vor den regulären Ringen. Am ungefärbten Tier entziehen sie sich der Beobachtung, da sie keinen Chitinwall besitzen (Abb. 53). Es wäre möglich, dass es sich dabei um erbliche Variationen handelt.

Ähnliche zusätzliche, aber weniger regelmässig begrenzte Flecken entstehen bei genügend langer Einwirkung des Silbernitrates oft an den lateralen Enden des Tokostom-Spaltes (Abb. 56). Sehr wahrscheinlich handelt es sich dabei aber nicht um accessorische Organe, sondern lediglich um Verunreinigungen, die in den Winkeln des Eilegespaltes haften.

Schliesslich bildet sich noch ziemlich bald rund um den Afterspalt eine bräunlich gefärbte, scharf begrenzte Linie, die meist an der caudalen Seite leicht verdickt ist (Abb. 56). Ob diese Struktur eine besondere Bedeutung besitzt, ist unbekannt.

E. ZUSAMMENFASSUNG.

1. Die auf der Ventralseite der *Anoctinae* befindlichen, ringförmigen Chitinstrukturen sind osmoregulatorische Organe.
2. Die Ventralorgane sind Stellen erhöhter passiver Durchlässigkeit sowohl für Kationen (Ag^+) als auch für Anionen (Cl^-).
3. Die Ventralorgane verhindern auf hypertonischem Futterboden das Eindringen von Ionen. Die Ventralorgane sind innerhalb gewisser Grenzen zur Regulation befähigt.
4. Auf salzarmem Untergrund werden grössere Ventralringe gebildet als auf salzureichem Futter. Das deutet darauf hin, dass die Ventralorgane aktiv, gegen das Konzentrationsgefälle Ionen aufnehmen.
5. Zur Regulation des osmotischen Druckes werden nur die kleinen Ionen

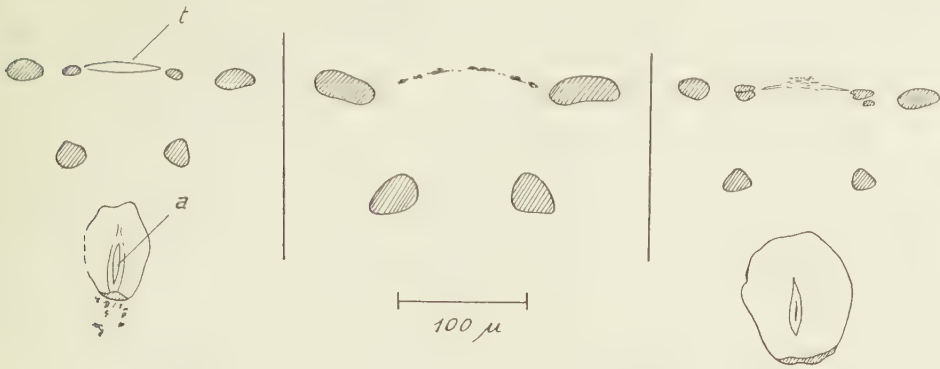


Abb. 56. Accessorische Imprägnationen. *a* After, *t* Tokostom.

verwendet. Die ebenfalls osmotisch wirksamen Zuckermoleküle sind offenbar zu gross, um durch die Ventralorgane eindringen zu können.

6. Die tödliche Wirkung des Silbernitrates kann sowohl auf einer Blockierung der Osmoregulatoren als auch auf einer Schädigung des ganzen Organismus beruhen. In beiden Fällen kommt es durch Bildung des unlöslichen Silberchlorides zu einer Zerstörung der intrazellulären Intimstruktur.

VIII. BEMERKUNGEN ZUR BEKÄMPFUNG VON MILBEN- INFEKTIONEN IN DROSOPHILAZUCHTEN.

Wie schon in der Einleitung bemerkt worden ist, wurden keine systematischen Untersuchungen der Bekämpfungsmöglichkeiten durchgeführt. Trotzdem sind einige diesbezügliche Erfahrungen gesammelt worden.

Sehr viel Chemikalien wirken auf die Milben tödlich oder entwicklungshemmend z.B. Lysol, Nipagin, Chloramin, Sulfothiazol, Benzylbenzoat u.a. Da sie auf die Fliegen im gleichen Sinne wirken, und die Schwellenwerte für Milben und Fliegen sehr nahe beisammen liegen, kommt ihre Anwendung in Drosophilazuchten nicht in Frage.

Ein einziges Weibchen, das als Deutonymphe in eine Zuchtflasche gelangt, kann zum Ausgangspunkt einer neuen Population werden (Arrhenotokie S. 112). Da sich Deutonymphen selbst durch dichte Wattepropfe hindurcharbeiten können, ist in verseuchten Laboratorien immer mit Infektionen zu rechnen. Die sicherste und einfachste Methode zur Verhütung von Infektionen besteht nach wie vor darin, die Drosophilazuchten absolut sauber zu halten und vor allem alte, von Milben befallene Zuchtflaschen sofort zu entfernen und zu reinigen. Verseuchte Thermostatenkasten und -räume können durch mehrstündiges Aufheizen auf 35—37° C milbenfrei gemacht werden.

In frisch angesetzten Zuchten ist es möglich, auf folgende einfache Art

und Weise durch *Drosophilae* eingeschleppte Deutonymphen unschädlich zu machen: Entweder wird der Zuckergehalt des Futters stark erhöht. Die dadurch bedingte Hypertonie des Mediums wird von den Tritonymphen, die sich auf dem frischen Futter sofort aus den Deutonymphen entwickeln, oder sogar von diesen selbst nicht ertragen (S. 135). Die Gärung verringert die Zuckerkonzentration sehr bald, sodass ein schädlicher Einfluss auf die ausschlüpfenden *Drosophilalarven* nicht mehr besteht. Oder man lässt bevor die Fliegen eingesetzt werden den Futterboden solange kräftig gären, bis das Futter maximal angesäuert ist (pH 1—2). Die mit den Fliegen eingedrungenen Deutonymphen gehen auf solchen Böden zugrunde. Später einsetzende Infektionen werden von diesen Böden nicht mehr unterbunden, da ihr pH-Wert sehr bald ansteigt (s. auch JENNI 1951).

IX. ZUSAMMENFASSUNG.

1. In der vorliegenden Arbeit wird über Untersuchungen an der Milbe *Histiostoma laboratorium* Hughes berichtet, welche mit *Drosophila*-Fliegen im Symphagium lebt.

2. Es wurde die äussere und innere Gliederung untersucht; diese stimmt im wesentlichen mit derjenigen der übrigen *Acaridiae* überein.

3. *H. laboratorium* zeigt arrhenotoke Parthenogenese, d.h. die Männchen entwickeln sich aus unbefruchteten Eiern. Der genaue Mechanismus der Geschlechtsbestimmung, sowie die Chromosomenverhältnisse der Geschlechter konnten nicht nachgewiesen werden.

4. Die postembryonale Entwicklung weist 5 Stadien auf: die sechsbeinige Larve, die Protonymphen, die Deutonymphen, die Tritonymphen und der Adultus, welche alle acht Beine besitzen. Die Entwicklungszeit variiert sehr stark von fünf Tagen bis zu mehreren Wochen und beträgt normalerweise 8—10 Tage.

5. Die Deutonymphen ist heteromorph und sehr widerstandsfähig und vermag monatelang am Leben zu bleiben. Die Organsysteme sind teilweise rückgebildet. Vor allem ist der Darmkanal rudimentär; eine Mundöffnung fehlt. Die Deutonymphen lebt nur von ihren Reservestoffen. Als Besonderheit weist sie eine wohlentwickelte Haftnapfplatte auf, mit der sie sich an die Fliegen anheftet zwecks Weitertransportes und somit zwecks Verbreitung der Art (Phoresie).

6. Die Deutonymphen wird in der Ontogenese von einem Teil der Individuen übersprungen. „Ungünstige“ Lebensbedingungen veranlassen prozentual mehr Individuen zur Ausbildung der heteromorphen Deutonymphen, des Hypopus.

7. Als „ungünstige“ Umweltsbedingungen wurden Faktoren des sich verschlechternden Futters nachgewiesen, die via Darm und Stoffwechsel auf den Organismus wirken: starke Ansäuerung des Futters, chemische Veränderungen des Futterbodens sowohl durch eigene Fäulnisprodukte als auch durch

solche unzähliger, im Futter angehäufter Milbenleichen, eventuell auch Futtermangel. Während Futter mit tiefem pH-Wert (pH 3—4) bereits allein zu einer stark vermehrten Ausbildung der Hypopoden führt, konnte das mit den übrigen Faktoren nicht erzielt werden, so dass für diese eine Wirkung nur in der Kombination angenommen werden muss.

8. Neben diesen exogenen Faktoren müssen aber auch innere, genetische Faktoren wirksam sein, welche für die Ausbildung der „Spontan-Deutonymphen“, die selbst unter optimalen Bedingungen auftreten, verantwortlich sind.

9. Auch die Lebensdauer des Hypopus, d.h. die Weiterentwicklung der heteromorphen Deutonymphe zur Tritonymphe kann durch Aussenfaktoren weitgehend beeinflusst werden. „Günstige“ Umweltsbedingungen, als welche wir das Vorhandensein von hochqualitativem Futter in grossen Quantitäten (Hefemastfutter) ansprechen müssen, veranlassen sämtliche Deutonymphen zur Häutung innert weniger Tage.

10. In Doppelring-Versuchen konnte gezeigt werden, dass für die Auslösung der Häutung der Deutonymphe Geruchsreize (Hefeduft) verantwortlich sind. Es ist denkbar, dass die vom Zentralnervensystem perzipierten Erregungen zur Ausschüttung von Häutungshormonen führen.

11. Die weitere Analyse ergab eine starke häutungsfördernde Wirkung des Wachstumsvitamins B₂ (Lactoflavin) auf die Deutonymphe, während das Vitamin B₁ in reiner Form unwirksam ist, als Tablette, d.h. mit anderen Substanzen vermischt auch eine positive Wirkung zeigt.

12. Es konnte nachgewiesen werden, dass die auf der Ventralseite der *Anoetinae* befindlichen, ringförmigen Cuticularstrukturen (für die bisher keine Funktion bekannt war) zusammen mit der darunter liegenden Hypodermis osmoregulatorische Organe darstellen. Die Grösse dieser Ventralorgane wird während der Ontogenese durch die Salzkonzentration des Futterbodens beeinflusst. Auf salzarmem Futter werden grössere Ventralorgane ausgebildet als auf salzreichen Medien.

X. LITERATURVERZEICHNIS.

- ABDERHALDEN, R. 1946. Vitamine, Hormone, Fermente. Benno Schwabe & Co. Basel.
- BERLESE, A. 1882. Polymorphisme et parthénogénèse de quelques acariens (Gamasides). Arch. ital. de biol. II, 108—130.
- BÖRNER, C. 1902. Arachnologische Studien V: Die Mundbildung bei Milben. Zool. Anz. Bd 26, 99—109.
- 1904. Beiträge zur Morphologie der Arthropoden I: Ein Beitrag zur Kenntnis der Pedipalpen. Zoologica Bd. 27, Lief. 5, Heft 42.
- CANESTRINI, G. u. KRAMER, P. 1899. *Demodicidae* und *Sarcoptidae*. Das Tierreich, Lief. 7.
- CLAPARÈDE, E. 1868. Studien an Acaridien. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 18, 445.
- COOPER, K. W. 1937. Proc. Nat. Acad. Sci. 23. 41—44.

- COPELAND, D. E. 1948. The cytological basis of chlorid transfer in the gills of *Fundulus heteroclitus*. J. of Morph. 82, no. 2.
- 1950 a. Chlorid excretion in the head region of *Fundulus heteroclitus*. Biological Bulletin, Vol. 99, no. 3, 381—385.
- 1950 b. Adaptive behaviour of the chlorid cell in the gills of *Fundulus heteroclitus*. J. of Morph. 87, no. 2.
- DUFOUR, L. 1839. Ann. des sciences natur. Ser. 2, T. XI, 287.
- DUGÈS, A. 1834. Ann. des sciences natur. Ser. 2, T. I, 37.
- FRÖBRICH, G. 1939. Untersuchungen über Vitaminbedarf und Wachstumsfaktoren bei Insekten. Ztschr. vergl. Physiol. Bd. 27, 335—383.
- FUMOUEZ, A. u. ROBIN, CH. 1867. Mémoire anatomique et zoologique sur les acariens des genres *Chelytus*, *Glycyphagus* et *Tyroglyphus*. Journ. de l'anat. et de la physiol. T. IV, 505—528; 561—601.
- 1868 a. Recherches zoologiques et anatomiques sur les Glycyphages. Journ. de l'anat. et de la physiol. T. V. 66—92.
- 1868 b. Observations sur une nouvelle espèce d'acariens du genre *Tyroglyphus*. Journ. de l'anat. et de la physiol. T. V. 287.
- GETMAN, H. C. 1950. Adaptive chances in the clorid cells of *Anguilla rostrata*. Biological Bulletin Vol. 99, no. 3, 439—445.
- GLOOR, H. u. CHEN, P. S. 1950. Über ein Analorgan bei Drosophilalarven. Rev. Suisse de Zool. T. 57, 570.
- GRANDJEAN, F. 1938. Sur l'ontogénie des acariens. C. R. Acad. Sciences Paris, Vol. 206.
- HALLER, G. 1880 a. Die Milben als Parasiten der Wirbellosen. Halle.
- 1880 b. Zur Kenntnis der Tyroglyphiden und Verwandten. Ztschr. f. wiss. Zool. Bd. 34, 255—295.
- 1880 c. Acarologisches. Arch. f. Naturgesch. Jg. 46, Bd. 1, 355—374.
- 1881. Vorläufige Bemerkungen über das Gehörorgan bei Ixodiden. Zool. Anz. Bd. 4, 165.
- HENKING, H. 1882. Beiträge zur Anatomie, Entwicklungsgeschichte und Biologie von *Trombidium fuliginosum* Herm. Ztschr. f. wiss. Zool. Bd. 37, 553—563.
- HENSCHEL, J. 1929. Reizphysiologische Untersuchungen an der Käsemilbe *Tyrolichus casei* Oudemans. Ztschr. f. vergl. Physiol. Bd. 9, 802.
- HERFS. 1926. Oekologische Untersuchungen an *Pediculoides ventricosus* (Newp.). Zoologica Vol. 74.
- HERTWIG, P. 1920. Haploide und diploide Parthenogenese. Biol. Zentralblatt Bd. 40, 145.
- HINDLE, E. u. MERRIMAN, G. 1912/13. The sensory perceptions of *Argas persicus* (Oken). Parasitology Vol. 5.
- HUGHES, R. D. 1946. *Drosophila* information service No. 20.
- 1950. The genetics laboratory mite *Histiostoma laboratorium* n.sp. (*Anoetidae*). Journ. of the Washington Acad. of Sciences Vol. 40.
- HUGHES, T. E. u. HUGHES, A. M. 1938. The internal anatomy and postembryonic development of *Glycyphagus domesticus* de Geer. Proceedings of the Zool. Soc. of London Vol. 108, 715.
- JENNI, W. 1951. Beitrag zur Morphologie und Biologie der Cynipide *Pseudeucoila bochei* Weld, eines Larvenparasiten von *Drosophila melanogaster* Meig. Acta Zool. XXXII, 177—254.
- KEYS, A. 1931. Chlorid and water secretion and absorption by the gills of the eel. Ztschr. vergl. Physiol. Bd. 15, 364—388.
- 1933. The mechanism of adaption to varying salinity in the common eel and the general problem of osmoticregulation in fishes. Proc. Roy. Soc. London, Ser. B, Vol. 112, 184—199.

- KOCH, H. I. 1938. The absorption of chlorid ions by the anal papillae of *Dipterae* larvae. Journ. exp. Biol. Vol. 15. 152—160.
- KOCH, C. L. 1843. Uebersicht des Arachnidensystems. Nürnberg 1839—1843.
- KRAMER, P. 1891. Ueber die Typen der postembryonalen Entwicklung bei den Acariden. Arch. f. Naturgesch. Jg. 57, Bd. I, 1—14.
- KROGH, A. 1937. Osmotic regulation in fresh water fishes by activ resorption of chlorid ions. Ztschr. vergl. Physiol. Bd. 24, 656—666.
- 1939. Osmotic regulation in aquatic animals. Cambridge comparative Physiology.
- LEHMANN, G. 1942. Die Wasserstoffionen-Messung. Joh. Amb. Barth Leipzig.
- MARTINI, E. 1923. Ueber Beeinflussung der Kiemenlänge von *Aedes*-Larven durch das Wasser. Verh. intern. Ver. theor. ang. Limnologie 1.
- MÉGNIN, M. 1873 a. Sur la position zoologique et de la rôle des acariens parasites connus sous les noms d'*Hypopus*, *Homopus* et *Trichodactylus*. Compt. rend. hebd. séances de l'acad. scien. T. 77/2, 129—132; 492.
- 1873 b. Mémoire anatomique et zoologique sur un nouvel acarien de la famille des Sarcoptides, le *Tyroglyphus rostriserratus* et sur son hypopus. Journ. de l'anat. et de la physiol. T. IX, 360—388.
- 1874. Mémoire sur les *Hypopus* (Dugès), acariens parasites encore nommés *Homopus* Koch et *Trichodactylus* L. Duf. Journ. de l'anat. et de la physiol. T. X, 225—254.
- 1876. Mémoire sur les métamorphoses des acariens en général et en particulier sur celles des Trombidions. Ann. Sci. Nat. Zoologie, Ser. 6, T. IV, No. 5.
- 1886. Nouvelles études anatomiques et physiologiques sur les Glycyphages. Compt. rend. hebd. des séanc. de l'acad. des sci. T. 103, 1276—1278.
- 1889. Observations anatomiques et physiologiques sur les *Glycyphagus cursor* et *spinipes*. Journ. anat. et physiol. T. XXV, 106—110.
- MICHAEL, A. D. 1884. The hypopus-question, or the life-history of certain Acarina. Journ. Linn. Soc. Zool. Vol. XVII, 371—394.
- 1890. Researches into the life-histories of *Glycyphagus domesticus* and *Glycyphagus spinipes*. Journ. Linn. Soc. Zool. Vol. XX, 285—298.
- 1901/1903. British *Tyroglyphidae* I—II. London.
- NALEPA, A. 1884/85. Die Anatomie der Tyroglyphiden I—II. Sitz. Ber. kaiserl. Akad. Wiss. Wien. Bd. 90/92, 197—228/116—167.
- NORDENSKIÖLD, E. 1909. Zur Spermatogenese von *Ixodes reduvius*. Zool. Anz. Vol. 34.
- OFFHAUS, K. 1939. Der Einfluss von wachstumsfördernden Faktoren auf die Insektenentwicklung unter besonderer Berücksichtigung der Phytohormone. Ztschr. vergl. Physiol. Bd. 27, 384—428.
- PAGENSTECHER, H. A. 1861. Einiges zur Anatomie von *Tyroglyphus siro*. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 11, 120—124.
- PÄTAU, K. 1936. Cytologische Untersuchungen an der haploid-partenogenetischen Milbe *Pediculoides ventricosus* Newp. Berl. Zool. Jahrbücher, Zool. Bd. 56, 277.
- PERRON, R. 1951. Beeinflussung der Entwicklung der Milbe *Histiostoma laboratorium* Hughes durch Aussenfaktoren. Arch. Jul. Klaus-Stift. f. Vererb. forschg., Soz. anthr. und Rass. hyg. Bd. 26, Heft 3/4, 475—479.
- REUTER, E. 1907. Ueber die Eibildung der Milbe *Pediculopsis graminum* Reuter, zugleich ein Beitrag zur Frage der Geschlechtsbildung. Festschrift für Palmén, Helsingfors.
- 1909. Zur Morphologie und Ontogenie der Acariden, mit besonderer Berücksichtigung von *Pediculopsis graminum* (Reuter). Acta Soc. Scient. Fenn., Tome 36, No. 4.
- ROBIN, CH. 1868. Recherches sur une espèce nouvelle de Sarcoptides du genre *Glycyphagus*. Journ. anat. et physiol., T. V. 603.

- SAJIRO, M. 1951. An atlas of the chromosome numbers of animals. The Iowa State College Press 1951.
- SCHRADER, F. 1923. Haploidie bei einer Spinnmilbe. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 97, 610.
- SCHULZE, H. 1923. Ueber die Widerstandsfähigkeit der Dauerformen von wirtschaftlich wichtigen Milben. Naturwissenschaften, Jg. 11, 763.
- 1924 a. Zur Kenntnis der Dauerformen (Hypopi) der Mehlmilbe *Tyroglyphus farinae* (L.). Zentr. bl. f. Bakt., Paras. kunde u. Infekt. krankheiten, Abt. 2, Bd. 60, 536.
- 1924 b. Ueber die Biologie von *Tyroglyphus mycophagus* (Mégnin), zugleich ein Beitrag zur Hypopusfrage. Ztschr. Morph. u. Oekol. 1924, 2.
- SCHWEIZER, J. 1922. Beitrag zur Kenntnis der terrestrischen Milbenfauna der Schweiz. Birkhäuser & Co. Basel.
- SICHER, E. 1891. Contribuzione alla Embriologia degli *Acari*. Atti Soc. Veneto-Trent. Sci. Nat., Vol. 12, Fasc. 1, 3—22.
- SMITH, H. 1930. The absorption and excretion of water and salt by marine teleosts. Am. Journ. Physiol., Vol. 93, 480—505.
- SOKOLOV, I. 1934. Untersuchungen über die Spermatogenese bei den Arachniden V: Ueber die Spermatogenese der *Parasitidae* (= *Gamasidae*, *Acari*). Ztschr. Zellforschg. Vol. 21.
- STOLPE, ST. G. 1938. The life-cycle of tyroglyphid mites infesting cultures of *Drosophila melanogaster*. Anat. Rec. T. 72 (Suppl.), 133—134.
- SUPINO, F. 1895. Embriologia degli *Acari*. Atti Soc. Veneto-Trent. Sci. Nat., Ser. 2, Vol. 2, Fasc. 1, 242—261.
- THOR, S. 1903. Recherches sur l'anatomie comparée des Acariens Prostigmatiques. Ann. Sci. Nat. Zool., Ser. 8, T. 19.
- TOTZE, R. 1933. Beiträge zur Sinnesphysiologie der Zecken. Ztschr. vergl. Physiol., Bd. 19.
- TROUESSART, E. L. 1904. Sur la coexistence de deux formes d'hypopes dans une même espèce chez les Acariens du genre *Trichotarsus*. Cpt. rend. des séances de la soc. biol., T. 56, 234—237.
- VITZTHUM, H. GRAF. 1929. Milben, *Acari*. Die Tierwelt Mitteleuropas, herausg. von P. Brohmer, Bd. 3, Lief. 3.
- 1931. *Acari*. Handbuch der Zoologie, herausg. von Kükenthal, Bd. 3, 2. Hälfte, Lief. 1.
- 1940/43. *Acarina*. Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs, Bd. 5, Abt. IV, Buch 5.
- 1949. *Acari*, Milben. In Brohmer: Fauna von Deutschland. Quelle und Meyer, Heidelberg.
- WESENBERG-LUND, C. 1943. Biologie der Süßwasserinsekten. J. Springer, Berlin-Wien.
- WHEELER, M. 1947. The iodine metabolism of *Drosophila gibberosa* studied by means of radio-iodine J 131. Proc. National Acad. Sci. 33, 298—302.
- WIGGLESWORTH, V. B. 1933. The adaption of mosquito larvae to saltwater. Journ. exp. Biol., Vol. 10.
- WINKLER, H. 1920. Verbreitung und Ursache der Parthenogenese im Tier- und Pflanzenreich. G. Fischer, Jena.

